PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

38. BAND, 2. HEFT

MIT 53 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 28. MÄRZ 1950)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1950

Planta (Berl.)

Preis DMark 22.60

Die Zeitschrift

Planta

Archiv für wissenschaftliche Botanik

steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden so bald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40—50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DMark 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DMark 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig innerhalb dieses Zeitraumes zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (13a) *Erlangen, Botanisches Institut der Universität* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzingerstraße 67.*

Springer-Verlag

Berlin-Charlottenburg 2, Jebensstr. 1, Fernsprecher 322070

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440.

Vertriebs-Vertretungen des Verlages im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 41—45 Neal Street, London, W. C. 2

Lange, Maxwell & Springer S.A., 24, Rue des Ecoles, Paris (V°)

Lange, Maxwell & Springer A.G., Basel 15, Neuweiler Str. 53.

38. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 2. Heft.

Seite

GESSNER, FRITZ, Die Stomatoden des *Victoria*-Blattes. Zum hundertsten Geburtstag eines umstrittenen Problems. Mit 5 Textabbildungen 123

KRAUSE, WERNER, Über Keimung und Jugendwachstum im Hinblick auf die Entwicklung der Pflanzendecke. II. Mitteilung. 132

HEIMANN, MAX, Einfluß periodischer Beleuchtung auf die Guttationsrhythmik. (Untersuchungen an *Kalanchoë Bloßfeldiana*.) Mit 30 Textabbildungen 157

WEBER, HANS, Über das Wachstum des Rhizoms von *Butomus umbellatus* L. Mit 5 Textabbildungen 196

THIERGART, FRIEDRICH, Kohlige Erhaltungszustände einiger flügelloser Koniferpollen im Tertiär 205

MÜLLER-STOLL, WOLFGANG R., Bemerkungen zur quantitativen Pollenanalyse tertiärer Ablagerungen. (Erwiderung an FR. THIERGART.) . . . 209

MEYER, ELSE, Über den Wuchsstoff-Hemmstoffgehalt gesunder und abbaukranker Kartoffelknollen. Mit 13 Textabbildungen 213

Planta, Bd. 38, S. 123—131 (1950).

Aus den Botanischen Staatsanstalten München-Nymphenburg.

DIE STOMATODEN DES VICTORIA-BLATTES.

Zum hundertsten Geburtstag eines umstrittenen Problems.

Von

FRITZ GESSNER.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 10. Oktober 1949.)

Wenn man das Blatt einer der beiden *Victoria*-Arten im durchfallenden Lichte betrachtet, so hat man — besonders wenn man eine Lupe zur Hand nimmt — den Eindruck, als ob die Lamina durch Tausende feiner Nadelstiche durchlöchert sei (Abb. 1 und 2).

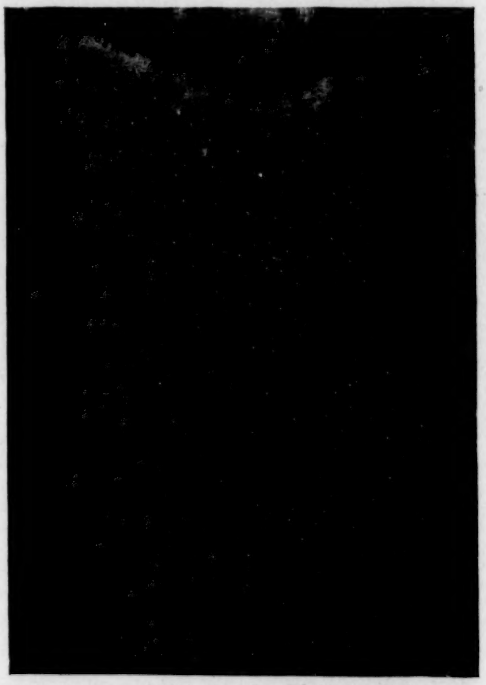

Abb. 1. Ausschnitt aus der Blattoberfläche von *Victoria regia* mit zahlreichen Stomatoden. (Phot. E. Krause.)

Es ist jetzt gerade ein Jahrhundert her, daß diese Erscheinung — 12 Jahre nachdem die *Victoria regia* beschrieben wurde und ihren Namen nach der eben gekrönten jungen Königin Englands erhalten hatte — von PLANCHON (1850) beobachtet und gedeutet worden ist. In dem Werke: «Flore des serres et des jardins de l' Europe» schreibt er auf S. 249 des 6. Bandes: „Stomatoden. Während die wirklichen Spaltöffnungen sich wegen ihrer Kleinheit dem bloßen Auge entziehen, unterscheidet man auf der Oberfläche der Blattscheibe auf den ersten Blick ohne Schwierigkeit kleine Flecken oder rötliche Punktierungen, deren Struktur einer aufmerksamen Prüfung wert ist. Untersucht man ein noch junges Blatt unter dem Mikroskop, so zeigen sich diese Punkte als kleine Grübchen, die in die Oberfläche des Blattes eingesenkt sind. Sie werden umgrenzt von einem Ring roter Zellen, und das

durchscheinende Zentrum verdankt seine Transparenz dem Fehlen des Chlorophylls in jenem Teil des Parenchyms, der die beiden Epidermen trennt. In dem Maße, als sich das Blatt entwickelt, entfernen sich die Grübchen, deren Zahl gleich bleibt, mehr und mehr voneinander. Zur selben Zeit zerreißt ihr Untergrund; die darunter liegenden Zellen gehen, ebenso wie die entsprechende Stelle der unteren Epidermis zugrunde; mit einem Wort, aus den anfänglichen Grübchen — zunächst gewöhnliche Einsenkungen der Oberfläche — werden wirkliche Perforationen, die wie Nadelstiche das zarte Parenchym des Blattes durchbohren" (Original französisch).

Abb. 2. Stomatode von *Victoria regia*, vergrößert. Die Öffnung — noch nicht völlig perforiert — ist von einem Ring anthocyanhaltiger Zellen umgeben. Die Farbstoffbildung in den Epidermiszellen deutet auf den Einfluß abgestorbener Zellen hin, denn wenn die Blattoberfläche künstlich verwundet wird, bilden die angrenzenden Zellen ebenfalls Anthocyan aus. Im Auflicht sind zahlreiche Spaltöffnungen sichtbar. (Phot. E. Krause.)

Die biologische Bedeutung dieser Stomatoden sieht PLANCHON darin, daß sie dem aus dem schlammigen Gewässergrund aufsteigenden Sumpfgas die Möglichkeit geben, durch die Blätter hindurch zu entweichen, damit es sich nicht unter diesen ansammle.

Dieser Deutung schließt sich 2 Jahre später TRÉCUL (1852) an, überläßt es jedoch den Botanikern, sich darüber ihre eigenen Gedanken zu bilden. Im übrigen macht er noch einige Angaben über die Entstehung der Perforationen, indem er feststellt, daß sich an diesen Stellen zunächst eine körnige Masse ansammelt, an deren Stelle später große Körperchen treten, doch enthält er sich selbst der weiteren Deutung.

Unabhängig von diesen beiden französischen Forschern bringt UNGER 1853 eine eingehende, mit vielen Bildern versehene Darstellung dieser Perforationen. Er geht dabei von der Beobachtung aus, daß sich die Oberseite des *Victoria*-Blattes mit Wasser bedeckt, wenn man einen Teil der Lamina unter Wasser drückt. Hierbei konnte er bemerken, daß das Wasser durch viele kleine Löcher an die Oberseite

steigt und auf dem gleichen Wege wieder verschwindet, wenn der Druck nachläßt. Über die Entstehung dieser Perforationen schreibt UNGER (S. 5): „Offenbar ist dieser Riß nicht eine Folge mechanischer Einwirkung, sondern vielmehr Folge der durch allmähliche Auflösung theilweise oder ganz frei gewordener Elementartheile. Man wäre leicht imstande, die in den entstandenen Ausbuchtungen fehlenden Zellen im Gedanken wieder hinzulegen und auf diese Weise die ursprüngliche Kontinuität des Zellgewebes herzustellen. Die fehlenden Zellen sind also, dies geht aus obigem sehr deutlich bervor[1], durch Auflösung der sie verbindenden Intercellularsubstanz frei geworden und allmählich durch das umgebende Wasser weggeschafft worden." Es wird auch darauf hingewiesen, daß sich die Zellen am inneren Rande der Pore gegen den Kanal abschließen, so daß dieser mit den Interzellularen des Mesophylls keine Verbindung mehr hat. Eine biologische Deutung dieser Perforationen versucht UNGER nicht.

In der Folgezeit werden diese Perforationen immer wieder erwähnt (so z. B. von CASPARY in der „Flora Brasiliensis" von MARTIUS, Fasc. 77, S. 148) und darauf hingewiesen, daß sie nur bei den beiden *Victoria*-Arten vorkommen, den anderen Nymphaeaceen aber fehlen. 1884 widmet P. BLENK den durchsichtigen Punkten der Blätter eine eigene Abhandlung, ohne in seiner Beschreibung den früheren Arbeiten — die ihm offenbar nicht bekannt sind — etwas Neues hinzuzufügen, und erst bei JULIUS SACHS stoßen wir 1893 wieder auf die Frage nach dem biologischen Sinn dieser Erscheinung, wobei er zu ähnlichen Vorstellungen wie PLANCHON kommt, obgleich er dessen Arbeit nicht kannte. Er schreibt S. 61: „Betreffs der zahlreichen, kleinen, aber mit freiem Auge deutlich sichtbaren Löcher in der Mesophyllplatte der Lamina habe ich mir folgende Meinung gebildet, die freilich noch einer Prüfung am lebenden Objekt bedürfte. Die anfangs eingerollte Lamina entrollt sich, an der Wasseroberfläche angelangt und legt sich mit der Unterseite auf diese, wobei zunächst (nach FITCHS Bildern) die zwischen den Wabenwänden (Rippen) ausgespannten Mesophyllflächen wie Blasen aufgetrieben sind, offenbar weil die Rippen sich noch nicht hinreichend verlängert haben. Erst wenn dies geschieht, werden die Mesophyllareolen flach und straff ausgespannt, bis die ganze Lamina eine glatte Fläche darstellt. Offenbar ist nun vor diesem letzten Zeitraum zwischen den Rippen der Unterseite, also in den großen Wabenräumen, die nach oben blasig vorspringen, Luft enthalten, da diese bei der Entwicklung der Fläche nicht wohl entweichen kann. Um dies zu ermöglichen, mögen, das ist allerdings nur eine Vermuthung, die Löcher entstehen, durch die nun die in den blasigen Waben eingeschlossene Luft freien Austritt nach oben gewinnt, so daß die dünne Mesophyllfläche sich

[1] Druckfehler im Original.

ganz auf der Wasseroberfläche ausbreiten kann, wenn die Rippen sich ausdehnen und die Mesophyllplatte ausspannen. Wenn die Löcher auch nur 0,1—0,2 mm weit sind, so sind ihrer doch 50—100 in einer Areole, die einer Wabenkammer entspricht, und die Luft wird hinreichend schnell entweichen können. — Diese Einrichtung, wenn ich sie richtig deute, steht nun allerdings nicht unmittelbar mit der Größe des Blattes in Relation, aber doch mittelbar, insofern durch die enorme Größe der Lamina die hohen Rippensparren nöthig werden, welche das seitliche Entweichen der Luft verhindern."

Es fällt nicht schwer, nachzuweisen, daß sich SACHS in seiner Auffassung hier irrte, denn zur Zeit, da sich die Lamina auszubreiten beginnt, sind die Punkte zwar bereits vorgebildet, jedoch noch nicht perforiert, so daß sie also gerade zu dem Zeitpunkt, da sie nach SACHS ihre Funktion erfüllen sollen, noch keine Luft hindurchlassen.

Ein Jahr später beschäftigte sich RACIBORSKI (1894) mit dem gleichen Problem, doch konnte er die Rolle dieser Perforationen im Leben der Pflanze ebensowenig ergründen wie UNGER. Man könnte vermuten, schreibt er, „daß durch dieselben das Regenwasser hindurchsickern könnte. Diese Vermuthung scheint eine Stütze zu haben in der UNGERschen Bemerkung, daß die Perforationen für Wasser sehr leicht passierbar sind. In der That sind sie allein an der Blattoberfläche benetzbar, doch ist es mir nie gelungen, trotz zahlreicher Versuche das UNGERsche Experiment zu wiederholen. Unter dem Druck von 3 cm Wasser, welches mit Eosin gefärbt war, drang keine Spur desselben nach unten, ebenso wenig von unten nach oben" (S. 98). RACIBORSKI kommt also zur Auffassung, daß wir es bei der Perforation der Lamina überhaupt nicht mit einer zweckmäßigen Anpassung zu tun haben, „sondern analog wie bei Ouvirandra, mit einem vorzeitigen Absterben der Zellgruppen, deren Ursache wahrscheinlich in den während der Zellstreckung stattfindenden Ernährungsstörungen zu suchen ist".

Durch das negative Ergebnis seines Experiments wurde RACIBORSKI, der als einziger auf dem richtigen Wege war, daran gehindert, den biologischen Sinn der Stomatoden endgültig zu erfassen. Es handelt sich bei diesen Perforationen nämlich keineswegs um eine Einrichtung, deren Bedeutung zweifelhaft sein könnte; *denn sie ist für die beiden Victoria-Arten eine absolute Lebensnotwendigkeit.* Man könnte sagen, daß man nach diesen Stomatoden suchen müßte, wenn sie nicht schon bekannt wären.

Bei den riesigen Dimensionen der *Victoria*-Blätter — es sollen solche mit einem Durchmesser von 3—4 m gefunden worden sein — wird das Problem, dem System eine mechanische Festigkeit zu verleihen und die dünne Haut der Lamina in Spannung zu halten, immer schwieriger. In anschaulicher Weise schildert SACHS, wie dies durch die auf der Unterseite verlaufenden Längs- und Querrippen erreicht wird,

zwischen denen die Blatthaut ausgespannt ist wie ein Regenschirm. Bei einem so großen Gebilde, an dessen einzelnen Teilen bei der geringsten Wasserbewegung immer erhebliche Spannungsunterschiede auftreten, ist jedoch immer die Gefahr gegeben, daß das Blatt vom Rande her eingerissen wird. Diesem Umstand begegnet das *Victoria*-Blatt durch Aufkrümmen des Blattrandes. Dadurch wird dessen Festigkeit erhöht und die Haut des Blattes — das SACHS mit einem Stickrahmen vergleicht — straff gespannt. Gleichzeitig mit diesem mechanischen Vorteil ist das Blatt auch gegen Überflutung geschützt und schwimmt also als eine nach oben offene flache Schale auf dem Wasser.

Mit dieser unzweifelhaft äußerst sinnreichen Konstruktion ist aber eine ungeheure Gefahr für die Pflanze verbunden, denn nun hat das Regenwasser keine Möglichkeit, abzulaufen. Dies aber würde bedeuten, daß die Blätter der *Victoria*, einer Pflanze, die ja die regenreichsten Gebiete der Erde bewohnt, oberseits ständig mit Wasser bedeckt sind und somit als Schwimmblätter durch die Spaltöffnungen weder Kohlensäure noch Sauerstoff aus der Luft aufnehmen können. Ein Gasaustausch mit der Atmosphäre, an dem allen Schwimmblattpflanzen offenbar viel gelegen ist, wäre in diesem Falle überhaupt unmöglich.

Durch die Stomatoden aber kann das Regenwasser nach unten abfließen, und wir erkennen somit einen engen funktionellen Zusammenhang zwischen der Aufkrümmung des Randes und der Perforation der Lamina. Diese ist geradezu eine Vorbedingung für die Randaufwölbung, ein interessanter Fall, wie zwei morphologische Umgestaltungen zusammenwirken müssen, damit das ganze Organ lebensfähig bleibe.

Voraussetzung für diese Vorstellung ist freilich, daß durch die Perforation die Lamina — entgegen den Versuchen von RACIBORSKI — auch wirklich wasserdurchlässig ist. Nichts ist leichter nachzuweisen als dies, so daß der negative Ausfall der erwähnten Versuche nicht recht verständlich ist. Auf die Oberseite der *Victoria*-Blätter wurden mit Porometerkitt kleine Glasglocken mit einem Durchmesser der Grundfläche von 35 mm, einer Höhe von 30 mm und einem Inhalt von 25 cm^3 aufgekittet und durch die obere Öffnung mit Wasser gefüllt. In allen Fällen lief das Wasser sofort ab. Die Geschwindigkeit war von Blatt zu Blatt, und sogar an verschiedenen Stellen desselben Blattes verschieden; denn die Anzahl der Poren, die schon vollkommen perforiert waren, schwankte stark; manchmal erfolgte die Entleerung der Glocke schon nach 4—5 min, manchmal nach 1—2 Std, so daß an der Funktion der Stomatoden kein Zweifel bestehen kann[1].

[1] Dieses Experiment, das die rasche Wasserdurchlässigkeit des *Victoria*-Blattes demonstriert, eignet sich auch besonders gut als Vorlesungsexperiment. Man setzt zu diesem Zweck am besten ein Glasrohr an die Glocke (in der Art, wie man ein Osmometer montiert) und füllt das System mit gefärbtem Wasser, das nun innerhalb von Sekunden das Steigrohr durchläuft.

Hinsichtlich der Porenzahl — und damit auch der Schnelligkeit, sich des Regenwassers zu entledigen — verhalten sich die beiden *Victoria*-Arten verschieden.

Während bei *Victoria regia* auf den Quadratzentimeter im Durchschnitt 10—17 Poren kommen, ist die Porenzahl bei *V. Cruziana* für diese Fläche nur 2—5. Man ist versucht, diese Unterschiede mit der geographischen Verbreitung in Zusammenhang zu bringen; denn *V. regia* besiedelt die regenreichsten Gebiete um den Äquator, Brasilien, Bolivien und Britisch Guyana, während *V. Cruziana* die etwas niederschlagsärmeren Gegenden des Paraná und seiner Zuflüsse im Chaco bewohnt. Ob freilich hier ein ursächlicher Zusammenhang besteht, bleibe dahingestellt, zumal wir auch gar nicht wissen, wieweit etwa die Porenzahl durch die Niederschlagsmenge modifikativ beeinflußt werden kann.

Abb. 3. Blattrandaufstellung von *Nymphaea odorata*. (Phot. Krause.)

Für die mutmaßliche phylogenetische Entstehung des Merkmalpaares: Blattrandaufstellung-Perforation ist es nun sehr bezeichnend, daß beide Eigenschaften, wenn auch nur andeutungsweise, auch getrennt voneinander in der Familie der Nymphaeaceen auftreten können. So sehen wir bei zahlreichen Nymphaea-Arten (N. odorata, N. tuberosa) namentlich im Frühjahr die Tendenz zur Aufkrempelung des Blattrandes (vgl. Abb. 3), und wenn wir ein Blatt von *Euryale ferox* mit der Lupe betrachten, so erkennen wir hier die gleichen Punkte, die bei *Victoria* später zur Perforation führen. Ihnen hat auch SACHS schon nähere Betrachtung gewidmet: „Offenbar haben diese Löcher bei *Euryale* nur geringe biologische Bedeutung, aber das Vorhandensein weist darauf hin, daß in den Blättern dieser Pflanze, die wir als die asiatische Victoria betrachten können, ein Bildungstrieb sich betätigt, der erst bei der amerikanischen, großblättrigen Victoria eine biologische Verwertung findet." Hierzu ist allerdings zu bemerken, daß es bei *Euryale* zumeist gar nicht zur Lochbildung kommt, und die Stomatodenbildung mit dem punktartig begrenzten Zerfall des Mesophylls ihren Abschluß findet, ohne daß auch noch die Epidermis perforiert würde.

Die enge Beziehung zwischen der Blattrandaufkrümmung und der Perforation kommt nicht nur funktionell, sondern auch anatomisch zum Ausdruck. Fast allen Beobachtern der Stomatoden ist aufgefallen, daß diese auf dem vertikal gestellten Blattrand fast völlig fehlen. Wenn dies uns auch biologisch verständlich ist, da hier ja kein Wasser filtriert zu werden braucht, so ist es doch nötig, die Frage nach dem Kausalzusammenhang zu stellen. Wir machen hierbei nun die über-

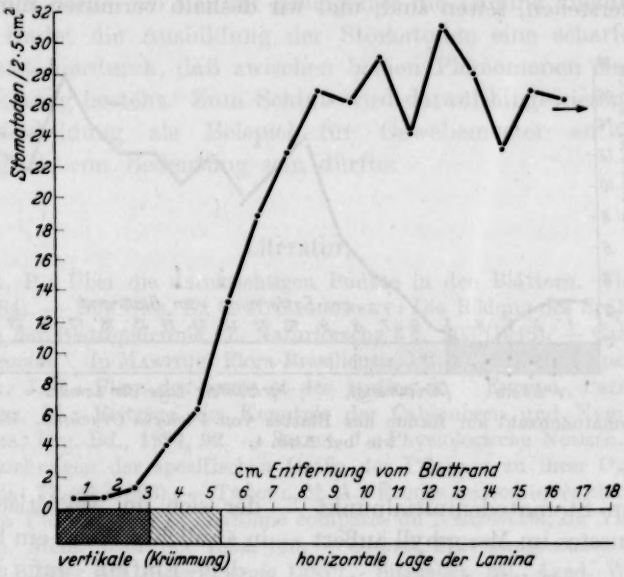

Abb. 4. Abnahme der Stomatodenzahl im Randgebiet des *Victoria regia*-Blattes. Jeder Punkt der Kurve entspricht dem Mittel aus drei Zählungen. Unter der Kurve ist die Orientierung der Lamina angegeben.

raschende Feststellung, daß die Stomatoden keineswegs gegen den Blattrand zu immer seltener werden und hier schließlich fehlen, sondern wir finden, daß sie plötzlich aufhören, wo der Blattrand sich nach oben zu krümmen beginnt. Legen wir durch ein Blatt eine Linie in Richtung des Radius und bestimmen auf dieser in aufeinanderfolgenden Flächeneinheiten die Porenzahl, so erhalten wir die Kurven, wie sie Abb. 4 für *V. regia* und Abb. 5 für *V. Cruziana* wiedergibt. Die scharfe Grenze, welche die Stomatodenbildung an jener Zone findet, wo sich der Blattrand aufzukrümmen beginnt, läßt auf eine für beide Phänomene gemeinsame Ursache schließen, die möglicherweise der weiteren Analyse zugänglich sein wird.

Überhaupt muß gesagt werden, daß die Stomatodenverteilung als Beispiel für Musterbildung eine ähnliche Bedeutung für die Entwicklungsphysiologie haben dürfte, wie die von Bünning und Sagromsky

(1948) neuerdings analysierte Verteilung der Spaltöffnungen im Dicotylenblatt. Im Gegensatz zu früheren Angaben anderer Autoren muß nämlich festgestellt werden, daß die Anordnung der Stomatoden keineswegs eine zufällige und ungeregelte ist. In einem Blatt der *V. regia* wurde bei 42 Stomatoden ermittelt, wieweit die nächste Pore entfernt ist, wobei sich Zahlen nach Tabelle 1 ergaben.

Wir erkennen daraus, daß jene Fälle, wo die Poren dichter als 1 mm beieinanderstehen, selten sind, und wir deshalb vermuten dürfen, daß

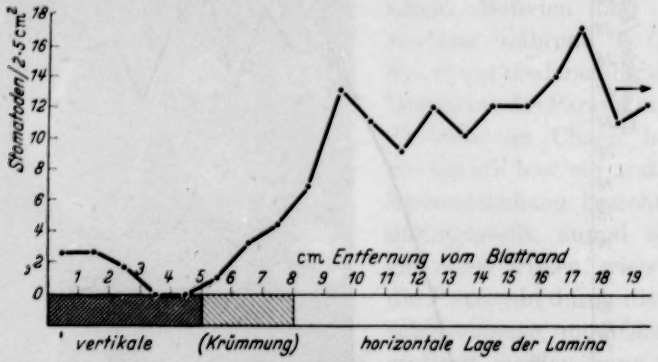

Abb. 5. Stomatodenzahl am Rande des Blattes von *Victoria Cruciana*. Bezeichnung wie bei Abb. 4.

von jedem Stomatodeninitialpunkt — der sich im Nekrotischwerden eines Zellnestes im Mesophyll äußert — in ähnlicher Weise ein hemmender Einfluß auf die Umgebung ausstrahlt, wie dies bei den Spaltöffnungsinitialen der Fall ist. Die weitere Untersuchung dieses Falles wird vielleicht manches Licht auf die Physiologie der Musterbildung und der dabei beteiligten „Kippvorgänge" werfen.

Tabelle 1.

	Porenentfernung in mm			
	0—1	1—2	2—3	3—4
Anzahl der Poren .	5	9	22	6

Zusammenfassung.

Die „Stomatoden" wurden als Perforationen im Blatt der *Victoria* im Jahre 1850 von PLANCHON beschrieben, und eine biologische Deutung versucht. In geschichtlicher Darstellung wird gezeigt, daß alle Versuche, den Sinn dieser Einrichtung zu erfassen, in falsche Richtung gingen. Es wird darauf hingewiesen, daß die Perforation der Lamina eine absolut lebensnotwendige Erwerbung ist, die in Beziehung zum aufwärts gebogenen Blattrand steht, da sie die einzige Möglichkeit für das Blatt darstellt, seine Oberseite vom Regenwasser zu befreien. Der Nachweis der Wasserdurchlässigkeit kann durch oberseits aufgekittete

Glasglocken leicht erbracht werden. Werden diese mit Wasser gefüllt, so entleeren sie sich durch das perforierte Blatt meist innerhalb weniger Minuten.

Tendenz zur Blattrandaufrollung sowie zur Perforation der Lamina findet sich getrennt auch bei anderen Nymphaeaceen, aber nur bei den beiden *Victoria*-Arten kommen diese beiden Merkmale voll zur Ausbildung.

An jener Stelle, wo sich im Randgebiet die Lamina aufzukrümmen beginnt, findet die Ausbildung der Stomatoden eine scharfe Grenze und erweist hierdurch, daß zwischen beiden Phänomenen ein Kausalzusammenhang besteht. Zum Schluß wird darauf hingewiesen, daß die Stomatodenbildung als Beispiel für Gewebemuster entwicklungsphysiologisch von Bedeutung sein dürfte.

Literatur.

Blenk, P.: Über die durchsichtigen Punkte in den Blättern. Flora (Jena) **67**, 97 (1884). — Bünning, E., u. H. Sagromsky: Die Bildung des Spaltöffnungsmusters in der Blattepidermis. Z. Naturforschg **3** b, 203 (1948). — Caspary, R.: „*Nymphaeaceae*". In Martius, Flora Brasiliensis, Bd. 77, S. 129. Leipzig 1878. — Planchon, J. E.: Flore des serres et des jardins de l' Europe. Paris 1850. — Raciborski, M.: Beiträge zur Kenntnis der Cabombeen und Nymphaeaceen. Flora (Jena) Erg.-Bd., **1894**, 92. — Sachs, J.: Physiologische Notizen. VI. Über einige Beziehungen der spezifischen Größe der Pflanzen zu ihrer Organisation. Flora (Jena) **77**, 49 (1893). — Trécul, M. A.: Études anatomiques et organogéniques sur la *Victoria regia* et anatomie comparée du *Nelumbium*, du *Nuphar* et de la *Victoria*. Mém. Acad. Sci. **1852**, 145. — Unger, Fr.: Einiges über die Organisation der Blätter der *Victoria regia* Lindl. Sitzgsber. ksl. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **11**, 1006 (1853).

Dr. Fritz Gessner, Botan. Staatsanstalten, München 38, Menzingerstr. 67.

Planta, Bd. 38, S. 132—156 (1950).

ÜBER KEIMUNG UND JUGENDWACHSTUM IM HINBLICK AUF DIE ENTWICKLUNG DER PLANZENDECKE.

II. Mitteilung.

Von

WERNER KRAUSE.

(Eingegangen am 5. Oktober 1949.)

Im folgenden werden Beobachtungen über die Keimkraft von Samen und das Wachstum von Jungpflanzen im Zusammenhang mit der Neubildung, Erhaltung und Umformung der Pflanzendecke behandelt. Obwohl einige Arbeiten vorliegen, die die Wichtigkeit des unter eigenen Gesetzen stehenden Jugendstadiums der Pflanzen für das Verständnis der Vegetationsdynamik erkennen lassen (AUER 1947, FREY 1934, HERTZ 1935, LINKOLA 1929, 1935, LIVINGSTON 1906, MONTFORT und BRANDRUP 1926, SHREVE 1917, SÖYRINKI 1938, VILBERG 1929), widmeten mitteleuropäische Vegetationsforscher diesen Fragen bisher überraschend wenig Aufmerksamkeit. Einige der hier mitgeteilten Ergebnisse wurden bereits in einer früheren Arbeit (KRAUSE 1945) niedergelegt, die infolge der Kriegswirren nicht mehr an die Öffentlichkeit gelangte. Die untersuchten Pflanzen entstammen Rasengesellschaften des Unstruttales im mitteldeutschen Trockengebiet. Sie werden in der gleichen Gruppierung behandelt, in der sie sich an ihren Standorten zu Pflanzengesellschaften zusammenfinden. Näheres über Landschaft und Vegetation findet sich bei KRAUSE (1940).

Kennzeichnend für das Unstrutgebiet sind von Natur aus baumfreie Reliktrasen auf flachgründigen, sonnigen, meist steil geneigten Standorten, die sich gegenüber der natürlichen Sukzession zum Walde mit starkem Beharrungsvermögen erhalten, deren Siedlungen jedoch vielerorts der Urbarmachung oder dem Steinbruchbetrieb zum Opfer fallen. Ebenso werden aber steinige Hochäcker, Weinberge und Obstgärten jahrzehntelang brach liegengelassen und stehen der Einwanderung wildwachsender Pflanzen offen. Diese Ausbreitungsgelegenheit vermögen die alteingesessenen, an ungestörten Stellen der Nachbarschaft siedelnden Gesellschaften nicht auszunützen. Die entblößten Standorte werden vielmehr schnell und vollständig von durchaus abweichenden Artengruppen besetzt. In welchem Maße dieser Gegensatz der Ausbreitungskraft in besonderen Verhältnissen des Jugendzustandes der beteiligten Pflanzen seine Ursache hat, sollte untersucht werden. Folgende Gesellschaften beteiligen sich an dem angedeuteten Umwandlungsvorgang der Trockenrasen:

I. Alte Dauergesellschaften ungestörter Standorte:

Festuca valesiaca-Stipa capillata-Ges.
Rasen schmalblättriger Horstgräser. Schwach geneigte Südhänge mit tiefgründigem Boden.

Carex humilis-Anemone pulsatilla-Ges.
Krautreicher Rasen. Mäßig geneigte, noch feinerdereiche Muschelkalk-Südhänge.

Sesleria coerulea-Teucrium montanum-Ges.
Offener Treppenrasen mit vielen Zwergsträuchern. Steile, felsige Muschelkalk-Südhänge.

Sesleria-Mesobrometum.
Moosreicher, geschlossener Rasen. Steile Muschelkalk-Nordhänge.

II. Neu sich einstellende Gesellschaften der aufgelassenen Kulturflächen:

Triticum repens-Bromus inermis-Ges.
Dichter Rasen breitblättriger Gräser und hoher Stauden. Boden tiefgründig. Gern an Ackerterrassen.

Festuca Duvalii-Thymus serpyllum-Ges.
Dichter, niedriger Rasen schmalblättriger Horstgräser. Mäßig tiefgründiger Boden der Hochflächen.

Onopordetum acanthii.
Ruderale Hochstaudengesellschaft. Tiefgründiger Boden in der Nähe menschlicher und tierischer Siedlungen (Kaninchenbaue).

Typisches Mesobrometum.
Geschlossener, niedriger Rasen breitblättriger Gräser und Kräuter. Mäßig tiefgründiger Boden an Abhängen. Im Gebiete besonders ausbreitungskräftig.

Melica ciliata-Teucrium botrys-Ges.
Kalkschutt- und Steinbruchsgesellschaft in sonniger Lage.

Peucedanum cervaria-Mesobrometum.
Hochstaudengesellschaft. Lehmiger bis toniger, wasserhaltender Boden. Meist zwischen Gebüsch in Schattenlage.

Zunächst sollte ein Überblick über die Keimfähigkeit der Samen der beteiligten Arten gewonnen werden, da es nach den Befunden von Renvall (1913) und Hertz (1925) nicht unwahrscheinlich sein konnte, daß die in Mitteldeutschland an der NW-Grenze ihres Areals stehenden Trockenrasenpflanzen vielleicht überhaupt keine keimkräftigen Samen mehr hervorbringen. Die genannten Autoren hatten bei der Linde und der Kiefer an der Nordgrenze ihrer Verbreitung in Finnland ein nahezu vollständiges Ausbleiben der Samenbildung festgestellt.

Die Keimprüfung erfolgte in Petrischalen, die mit Gartenerde gefüllt waren und in Leipzig unter einem leicht schattenden Baum im Freien auf dem Erdboden standen. Von den meisten Arten wurden Samen in den Jahren 1940, 1941 und 1942 gesammelt und bis Ende 1944 unter Kontrolle gehalten. Zur Prüfung kamen 547 Proben von 120 Arten, die im folgenden nebst ihren in Prozent angegebenen mittleren Keimzahlen aufgeführt sind:

Festuca valesiaca-Stipa capillata-Ges.:

Astragalus exscapus L. 84, *Seseli hippomarathrum* L. 83, *Astragalus danicus* Retz. 79, *Stipa capillata* L. 75, *Asperula glauca* (L.) Bess. 68, *Andropogon ischaemum* L. 68, *Hypericum elegans* Steph. 64, *Alyssum montanum* L. 61,

Verbascum phoeniceum L. 57, *Scabiosa canescens* W. u. K. 38, *Aster linosyris* BERNH. 32, *Inula germanica* L. 7, *Oxytropis pilosa* DC. 4, *Adonis vernalis* L. 2.

Carex humilis-Anemone pulsatilla-Ges.:

Allium fallax RÖM. u. SCHULT. 96, *Odontites lutea* (L.) RCHB. 82, *Inula hirta* L. 78, *Hippocrepis comosa* L. 72, *Globularia vulgaris* L. 65, *Helianthemum canum* (L.) BAUMG. 63, *Filipendula hexapetala* GIL. 61, *Pulsatilla vulgaris* MILL. 60, *Anthericum ramosum* L. 59, *Iris aphylla* L. 58, *Stipa ioannis* CEL. 43, *Teucrium chamaedrys* L. 40, *Geranium sanguineum* L. 38, *Carex humilis* LEYSS. 20, *Cotoneaster integerrima* MED. 1.

Sesleria-Mesobrometum und *Sesleria-Teucrium montanum*-Ges.:

Coronilla vaginalis LMK. 95, *Carlina acaulis* L. 78, *Helianthemum apenninum* (L.) LMK. 66, *Sesleria coerulea* ARD. 52, *Teucrium montanum* L. 33, *Thalictrum minus* L. 25, *Anthericum liliago* L. 6.

Triticum repens-Bromus inermis-Ges.:

Bromus inermis LEYSS. 95, *Medicago falcata* L. 91, *Falcaria vulgaris* BERNH. 80, *Tragopogon major* JACQ. 73, *Centaurea rhenana* BOREAU 70, *Phleum Boehmeri* WIB. 67, *Artemisia campestris* L. 67, *Scabiosa ochroleuca* L. 62, *Coronilla varia* L. 60, *Centaurea scabiosa* L. 57, *Carduus acanthoides* L. 52, *Lavatera thuringiaca* L. 44, *Astragalus cicer* L. 27, *Salvia pratensis* L. 24, *Rapistrum perenne* ALL. 17, *Stachys rectus* L. 8, *Nonnea pulla* DC. 6.

Festuca Duvalii-Thymus serpyllum-Ges.:

Veronica spicata L. 85, *Sedum mite* GIL. 71, *Festuca valesiaca* SCHLEICH. 68, *Silene otites* SMITH 66, *Hieracium pilosella* L. 66, *Festuca Duvalii* (ST. YVES) KOZL. 58, *Thymus serpyllum* L. 26, *Poa badensis* HENKE 9.

Onopordetum acanthii:

Bromus tectorum L. 95, *Cirsium lanceolatum* (L.) SCOP. 68, *Dipsacus silvester* MILL. 46, *Cynoglossum officinale* L. 42, *Carduus nutans* L. 41, *Onopordon acanthium* L. 24, *Reseda lutea* L. 2.

Typisches Mesobrometum:

Plantago media L. 100, *Dianthus carthusianorum* L. 95, *Achillea millefolium* L. 93, *Pimpinella saxifraga* L. 90, *Daucus carota* L. 90, *Arabis hirsuta* SCOP. 88, *Leontodon hispidus* L. 87, *Lotus corniculatus* L. 86, *Asperula cynanchica* L. 84, *Centaurea iacea* L. 84, *Viola rupestris* SCHMIDT 84, *Alyssum calycinum* L. 83, *Primula veris* (L.) HUDS. 81, *Ononis spinosa* L. 74, *Helianthemum chamaecistus* MILL. 73, *Erysimum crepidifolium* RCHB. 72, *Carlina vulgaris* L. 72, *Cerastium semidecandrum* L. 72, *Brachypodium pinnatum* PB. 69, *Hypericum perforatum* L. 66, *Brunella vulgaris* L. 65, *Sanguisorba minor* SCOP, 64, *Bupleurum falcatum* L. 60, *Linum catharticum* L. 60, *Anthyllis vulneraria* (L.) DOM. 54, *Koeleria pyramidata* (LMK.) DOM. 54, *Arenaria serpyllifolia* L. 51, *Agrimonia eupatoria* L. 41, *Briza media* L. 37, *Potentilla verna* L. em. KOCH 34, *Cirsium acaule* (L.) ALL. 33, *Eryngium campestre* L. 15, *Euphorbia cyparissias* L. 14.

Melica ciliata-Teucrium botrys-Ges.:

Melica ciliata L. 96, *Vincetoxicum officinale* MOENCH 77, *Inula conyza* (L.) DC. 66, *Teucrium botrys* L. 61, *Echium vulgare* L. 52.

Peucedanum cervaria-Mesobrometum:

Bromus Benekeni LANGE 96, *Serratula tinctoria* L. 93, *Hypericum hirsutum* L. 91, *Peucedanum officinale* L. 90, *Peucedanum cervaria* CUSS. 88, *Solidago virga aurea* L. 83, *Veronica teucrium* L. 82, *Astragalus glycyphyllos* L. 64, *Origanum vulgare* L. 62, *Inula salicina* L. 48, *Aster amellus* L. 40, *Laserpitium latifolium* L. 32, *Carex montana* L. 21, *Carex glauca* MURR. 17.

Tabelle 1.
Die Keimzahlen in Petrischalen in Beziehung zur Gesellschaftszugehörigkeit.

	Zahl der untersuchten Arten	Mittlere Keimprozente aller zur Gesellschaft gehörenden Arten
Melica ciliata-Teucrium botrys-Ges.	5	70 ± 13
Typisches Mesobrometum	33	67 ± 18
Peucedanum cervaria-Mesobrometum	14	61 ± 26
Mittelwert aller untersuchten Arten	120	58
Carex humilis-Anemone pulsatilla-Ges.	15	56 ± 18
Festuca Duvalii-Thymus serpyllum-Ges.	8	56 ± 19
Triticum repens-Bromus inermis-Ges.	17	55 ± 22
Festuca valesiaca-Stipa capillata-Ges.	14	52 ± 25
Sesleria-Mesobrometum und *Sesleria-Teucrium montanum*-Ges.	7	51 ± 25
Onopordetum	7	45 ± 19

In Tabelle 1 sind außerdem die Mittelwerte der Keimzahlen aller Arten der einzelnen Gesellschaften aufgeführt. Diese Mittelwerte lassen keinen ins Auge fallenden Zusammenhang zwischen der Ausbreitungskraft der Gesellschaften und der Keimkraft der in ihnen vereinigten Artengruppen erkennen. Wohl bleiben die nicht ausbreitungsfähigen Gesellschaften mit dem Durchschnitt ihrer Keimzahlen unter dem Gesamtdurchschnitt aller Proben, während das expansive Mesobrometum und die *Teucrium botrys*-Ges. diesen Durchschnittswert überschreiten. Aber die Unterschiede sind doch nicht groß genug, daß ihnen entscheidende Bedeutung für die Erklärung der Gesellschaftsdynamik beigelegt werden könnte.

In jeder untersuchten Gesellschaft keimten einige Arten bedeutend stärker bzw. schwächer als der Durchschnitt. Sie sind auf den Seiten 133 und 134 jeweils am Anfang und Ende der Artenlisten leicht zu finden. Bei ihnen mag die spezifische Keimfähigkeit im Kampf um neue Standorte eher ins Gewicht fallen. Hierher gehören *Melica ciliata*, *Plantago media*, *Dianthus carthusianorum*, *Achillea millefolium* und *Pimpinella saxifraga*, die besonders hohe Keimzahlen aufweisen und sich im Untersuchungsgebiet kräftig ausbreiten. Ebenso stimmt bei *Carex humilis*, *Anthericum liliago*, *Adonis vernalis*, *Oxytropis pilosa*, *Inula germanica*, *Cotoneaster integerrima* die relativ schwache Keimung mit einem geringen Ausbreitungsvermögen überein. Ähnliches kann auch noch von *Aster linosyris*, *Scabiosa canescens*, *Teucrium montanum*, *T. chamaedrys*, *Carex montana* und *Thalictrum minus* behauptet werden. Jedoch liegen zahlreiche entgegengesetzte Ergebnisse vor. So gehören *Euphorbia cyparissias*, *Eryngium campestre*, *Thymus serpyllum*, *Potentilla verna*, *Cirsium acaule*, *Salvia pratensis* im Untersuchungsgebiet

zu den Arten, die sehr schnell auf Neuland übergreifen, deren Samen jedoch nur schwach keimten. Umgekehrt überraschen manche Pflanzen, die durchaus nicht in der Lage sind, ihre Siedlungen auszudehnen, in den Keimversuchen durch sehr hohe Zahlen. Es sind *Astragalus exscapus*, *Seseli hippomarathrum*, *Hypericum elegans*, *Coronilla vaginalis*, *Helianthemum apenninum*, *Allium fallax*, *Inula hirta* und *Globularia vulgaris*.

Die Versuche zeigten, daß eine durchlaufende Beziehung zwischen Keimfähigkeit der Samen und Regenerationsvermögen der Pflanzengesellschaften im Untersuchungsgebiet nicht besteht. Insbesondere bringen viele Arten, die gegenwärtig nicht in der Lage sind, ihre Siedlungen zu vergrößern, hochkeimfähige Samen hervor. Diese Feststellung beruht auch nicht auf Zufallsergebnissen, da von den meisten Arten mehrere, von einzelnen bis zu 12 Wiederholungen der Keimversuche in verschiedenen Jahren mit Material von verschiedenen Fundorten angesetzt wurden. Bei *Astragalus exscapus* z. B. zeigten 8 Proben aus drei verschiedenen Jahren eine mittlere Abweichung von nur 5% vom Mittelwert 84%. Ergebnisse gleicher Größenordnung liegen von *Seseli hippomarathrum*, *Stipa capillata*, *Hypericum elegans*, *Helianthemum canum* und *H. apenninum* vor. Somit muß die mangelnde Ausbreitungskraft vieler Pflanzen der mitteldeutschen Reliktrasen in einem anderen Ursachenzusammenhang stehen als in dem der mangelnden Samenerzeugung.

Die Beschäftigung mit den Samen und Keimlingen machte auf einige interessante Erscheinungen aufmerksam, die für die Lösung der gestellten Aufgabe Bedeutung haben. So bestehen erhebliche Gegensätze in bezug auf die Zerstörung der Samen durch Parasiten. Besonders gleichmäßig z. B. bildet *Melica ciliata* wohlentwickelte Früchte aus, während bei *Carlina acaulis* in 417, im Laufe zweier Jahre an 11 Fundorten gesammelten Köpfen 95% der Früchte durch *Dipteren*-Larven zerstört waren. Der Rest keimte zu 78%. Ebenso war ein hoher Prozentsatz der Früchte von *Onopordon* durch ein Pilzmyzel zerstört. Bemerkenswerte Unausgeglichenheit in der Funktionstüchtigkeit der in verschiedenen Jahren und an verschiedenen Orten gesammelten Verbreitungseinheiten fiel bei *Carex humilis* auf. Zwei Herkünfte des Jahres 1941, von denen insgesamt 7 Schalen angesetzt wurden, ergaben im Mittel eine Keimung von 3%, 2 Proben von 1942, in fünffacher Wiederholung geprüft, eine solche von 47% mit einem Höchstwert von 81%. Ansaaten bestätigten dieses Ergebnis. Die frühe Blütezeit der Pflanze, die fast noch in den Winter fällt und zu Schädigungen der Blüten führen mag, spielt hier vielleicht eine Rolle. *Inula germanica* endlich bringt sehr gleichmäßig schon äußerlich verkümmerte Früchte hervor. Bei dieser Art wurde die beste Übereinstimmung zwischen

niedriger Ausbreitungskraft und mangelhafter Ausbildung der Verbreitungseinheiten angetroffen.

Auch die Keimruhe, die sich bei den einzelnen Arten als sehr ungleich erwies, wäre einer eingehenden Bearbeitung wert. Hierzu sei nur erwähnt, daß an den natürlichen Standorten von *Astragalus exscapus* unmittelbar nach der Reife im Juli und August regelmäßig Samen keimten, deren Wurzeln schon vertrockneten, bevor sie den Boden erreichten. *Astragalus glycyphyllos* keimte dagegen erst dann lebhaft, als die Samen zwei Winter hinter sich hatten.

111 der oben angeführten Arten wurden in Reinsaat auch auf Gartenbeeten ausgesät. Zwei Parallelkulturen in verschiedenen Jahren hatten übereinstimmende Ergebnisse. Deshalb wird angenommen, daß der Versuch mit einer gewissen Sicherheit Einblick in das Verhalten der untersuchten Pflanzen unter den Bedingungen des bearbeiteten, von Mitbewerbern freien, wasser- und nährstoffreichen Gartenbodens gewährt. Die Aufzucht mißlang nur bei *Onopordon*, *Polygonatum officinale* und *Odontites lutea*, letztere unter *Brachypodium pinnatum* als Wirtspflanze angesät. Von diesen dreien konnte nicht ein Keimling bemerkt werden.

Die Beete befanden sich im Botanischen Garten der Universität Leipzig. Das Säen erfolgte unmittelbar nach dem Sammeln, es begann im Juni und endete im Spätherbst. Die mitgeteilten Aufzeichnungen umfassen die Ergebnisse des zweiten Parallelversuchs, der 1942 angelegt und bis Herbst 1944 verfolgt wurde und nach Anlage und Protokollierung gegenüber dem ersten zweckdienlicher eingerichtet war.

Die Sämlinge schieden sich in zwei Wuchstypen, die in ihrem Entwicklungsgang auffällig voneinander abwichen und bezeichnende Bindungen an die einzelnen Gesellschaften erkennen ließen. Die Vertreter des ersten Typs nutzten die günstigen Bedingungen der Gartenkultur durch schnelles Erstarken aus, erreichten in kurzer Zeit eine Größe, die beträchtlich über die der Wildpflanzen hinausging und blühten kräftig bereits in der ersten, auf das Ansaatjahr folgenden Vegetationsperiode. Außerdem wuchsen sie so zahlreich auf, daß jede Art ihr Beet mit einer geschlossenen Pflanzendecke überzog. Diese Eigenheit war am stärksten ausgeprägt bei den Arten der *Triticum repens-Bromus inermis*-Ges., des Typischen Mesobrometums und der *Melica ciliata-Teucrium botrys*-Ges. Sie trat aber auch mit einigen Abweichungen beim *Peucedanum cervaria*-Mesobrometum, der *Festuca Duvalii-Thymus serpyllum*-Ges. und dem Onopordetum auf.

Die Vertreter des zweiten Wuchstyps erstarkten langsam, wurden nicht größer als ihre Artgenossen am natürlichen Standort und kamen frühestens im zweiten oder dritten Sommer nach der Ansaat zum Blühen. Außerdem bildeten sie stets einen lückigen Bestand. Dieses Verhalten war bezeichnend für die Arten der *Carex humilis-Anemone pulsatilla*-Ges.,

des *Sesleria*-Mesobrometums und der *Sesleria-Teucrium montanum*-Ges. Betont werden möchte aber, daß keine Kümmerformen oder Monstrositäten innerhalb der genannten Gesellschaften auftraten, sondern daß der Gegensatz mit den Worten „übernormal kräftig" und „normal gewachsen" ausgedrückt werden muß. Die wenigen Arten, die während der Versuchsdauer nicht zum Blühen gelangten *(Laserpitium latifolium, Peucedanum officinale, Adonis vernalis, Stipa ioannis, Anthericum liliago)*, konnten den Eindruck, daß die Gartenpflanzen gut gediehen, nicht beeinträchtigen. Sie hatten ihr Erstarkungswachstum noch nicht beendet, sahen aber gesund und kräftig aus. Dagegen traten bei einer Reihe Arten der *Festuca valesiaca- Stipa capillata*-Ges. Abweichungen vom normalen Habitus auf, von denen später gesprochen werden wird.

Einige Einzelheiten mögen das soeben Gesagte vervollständigen: *Triticum repens-Bromus inermis*-Ges.: Die Arten der Gesellschaft entfalteten sogleich nach dem Keimen ein kraftvolles Wachstum, das große, frühblühende und raumfüllende Pflanzen entstehen ließ. *Scabiosa ochroleuca* gewann, sobald das Blühen einsetzte, durch ein weitläufiges, starres Sproßsystem sehr schnell in die Höhe und in die Breite Ausdehnung. Vorher hatte sie mit kräftigen Rosetten den Boden bedeckt. *Centaurea rhenana, Carduus acanthoides* und *Stachys rectus* zeigten ähnliche Wuchsformen. Ihre Blütensprosse strebten nicht ganz so stark in die Breite. Gleichfalls dreidimensional, doch überwiegend nach den Seiten hin, dehnten sich mittels ihrer großen Blätter *Salvia pratensis* und *Falcaria vulgaris* aus, wobei sich die erste als die robustere erwies. Schmal in die Höhe wuchsen *Tragopogon major* und *Bromus inermis*, bei denen eine überdurchschnittlich große Individuen- bzw. Sproßzahl zu sehr dichtem Stand führte. Ausschließlich horizontal breitete sich *Medicago falcata* mit gedrängten, schwer auf den Nachbarn lastenden Sprossen aus[1].

Alle bisher genannten Arten wuchsen in hoher Individuenzahl heran, die bei *Bromus inermis* (Keimung 91% in 2 Wochen[2]) und *Tragopogon major* (69% in 2 Wochen) besonders weit über dem Durchschnitt lag, während sie bei *Carduus acanthoides* (23% in 5 Wochen) und *Falcaria vulgaris* (20% in 6 Wochen) unter ihm blieb. Das Keimen erfolgte kurz nach dem Säen. Nur *Falcaria* und *Carduus acanthoides* bedurften einer Überwinterung.

[1] Im Laufe des Versuchs stellte sich heraus, daß der Abstand zwischen den Beeten nicht ausreichte, um eine gegenseitige Konkurrenz der oberirdischen Teile benachbarter Arten auszuschalten. Die Anordnung der Pflanzen war aber entsprechend ihrer aus Vorversuchen bekannten Ausdehnung so gewählt, daß große neben großen und schwache neben schwachen standen, so daß die letzteren immer vor Konkurrenz bewahrt blieben.

[2] Von allen Arten wurden 100 Samen bzw. einsamige Früchte ausgesät.

Coronilla varia und *Astragalus cicer* traten nur in ganz wenigen Individuen auf, entfalteten aber trotzdem mit langen, niederliegenden Sprossen eine sogar für die *Bromus inermis*-Ges. ungewöhnlich hohe Verdrängungskraft. Dabei fiel *Coronilla* durch die Menge der Seitensprosse an den Rhizomen auf. An einem nicht besonders ausgesuchten Stück von 20 cm Länge wurden 86 zur Oberfläche durchbrechende Seitensprosse gezählt.

Unter allen kultivierten Arten der Gesellschaft stand zu den bisher genannten nur *Rapistrum perenne* in Gegensatz. Es wuchs mit niedriger Individuenzahl, geringer Verdrängungskraft und langsamer Entwicklung heran, gelangte aber nach 2 Jahren mit normalem Aussehen zum Blühen. Eine Mittelstellung zwischen *Rapistrum* und den übrigen Arten nahm *Nonnea pulla* ein.

Peucedanum cervaria-Mesobrometum: Das Jugendwachstum ähnelte dem der vorigen Gesellschaft. Die Pflanzen erreichten die Blühreife aber durchweg später. Die großen Umbelliferen *Peucedanum cervaria*, *P. officinale* und *Laserpitium latifolium* bildeten ein lockeres voluminöses Blattwerk, das bei *Laserpitium* durch Beschattung und Verdrängung etwas stärker unterdrückt war als bei den beiden anderen. Die Blütensprosse von *Peucedanum cervaria* erhoben sich sehr schmal und hoch. Die übrigen blühten während der 2jährigen Beobachtungszeit noch nicht. *Bromus Benekeni* und *Solidago virga aurea* erzeugten dichte Blattmassen, die bei *Solidago* straff, bei *Bromus* schlaff und gegen Beschattung und Verdrängung empfindlich waren. Den Bestandesschluß erreichte *Bromus Benekeni* (Keimung zu 86%) durch überdurchschnittlich hohe Individuenzahl, *Solidago* durch die Breite ihrer Rosetten. *Laserpitium* brachte nur 12 Pflanzen hervor. *Bromus Benekeni* keimte im Herbst, die übrigen im Frühjahr nach einer Überwinterung.

Einige Arten des *Peucedanum cervaria*-Mesobrometums hatten mit den bisher genannten den üppigen, raumfüllenden Wuchs der Grundblätter, das späte Eintreten der Blühreife und die Frühjahrskeimung gemeinsam, blieben aber kleiner. Es sind die in der Jugend rosettenbildenden Pflanzen *Geum urbanum*, *Veronica teucrium*, *Aster amellus*, *Serratula tinctoria* und die von Anfang an schmal in die Höhe strebenden Arten *Hypericum hirsutum*, *Genista tinctoria* und *Inula salicina*. Von ihnen wiesen *Geum urbanum* (65%) und *Veronica teucrium* (39%) überdurchschnittlich hohe, *Hypericum hirsutum* (8%) und *Genista tinctoria* (6%) besonders niedrige Keimzahlen auf. Sie alle wahrten ihren Platz mit Nachdruck: *Geum* durch dichten Stand vieler Individuen, *Hypericum* und *Inula* mittels zahlreicher aufrechtstehender, aber auch nach den Seiten ausladender fester Sprosse, *Veronica* mit dichten blattreichen Rosetten, *Genista* mit locker-weitschweifigen, harten Büschen. Hinsichtlich der Entwicklungszeit verhielt sich *Serratula tinctoria*

abweichend. Sie benötigte von der Keimung im Februar bis zur Blühreife $^1/_2$ Jahr. Auch sie bildete einen dichten, blattreichen Bestand. Zur Gesellschaft gehört noch *Astragalus glycyphyllos*, dessen Entwicklung mit derjenigen von *A. cicer* übereinstimmte.

Typisches Mesobrometum: Die Angehörigen des Mesobrometums zeigten im Garten durchweg eine kräftige, gedrungene Gestalt, großen Blatt- und Blütenreichtum und schnelles Wachstum. In ihrer Jugendentwicklung bestand Ähnlichkeit mit den vorher genannten Gesellschaften, von denen sie sich nur durch geringere Größe unterschieden. Einige, z. B. *Pimpinella saxifraga*, *Ononis spinosa* und *Origanum vulgare* dehnten sich gleichzeitig in die Breite und in die Höhe aus, andere, z. B. *Potentilla verna*, wuchsen in dichten Rosetten fest an den Boden gedrückt. Bei *Bupleurum falcatum* überwog das Höhenwachstum, während *Erysimum crepidifolium* und *Cichorium intybus* zunächst mit ihren Rosetten nur nach den Seiten und erst beim Beginn des Blühens kräftig nach oben strebten. *Ononis* und *Origanum* (14 bzw. 11%) traten mit geringer Individuenzahl auf, die anderen wuchsen in Mengen heran, die übereinstimmend in der Nähe des Durchschnittswertes der Gesellschaft lagen. *Ononis* fiel beim Entfernen aus dem Beet durch außergewöhnlich starke und tiefgehende Wurzeln auf.

Innerhalb der in der Wuchsform besonders einheitlichen Gruppe der rosettenbildenden Mesobrometum-Pflanzen machte sich gleichfalls eine Differenzierung nach der Individuenzahl bemerkbar. *Plantago media*, *Potentilla verna*, *Helianthemum chamaecistus*, *Leontodon hispidus* erreichten die Blühreife in hoher, *Lotus corniculatus* (7 Ind.), *Brunella vulgaris* (12) und *B. grandiflora* (5) in geringer Anzahl. Bei *Lotus* trat ein Ausgleich durch den großen Durchmesser der Pflanzen ein, der 40 cm überschritt.

Langsam entwickelten sich die Mesobrometum-Kräuter *Carlina vulgaris*, *Achillea millefolium* und *Primula veris*, die nach der Keimung im Frühjahr im ersten Sommer nur Blätter bildeten. Ebenso verhielten sich die Gräser *Brachypodium pinnatum*, *Briza media* und *Koeleria pyramidata*. *Koeleria* kam im ersten Jahre trotz hoher Individuenzahl mit einem Halm zum Blühen, die beiden anderen überhaupt nicht. Auch im zweiten Jahr blühte *Brachypodium* schwach, während es sich vegetativ mit langen, starren Blättern in die Höhe und in die Breite stark ausdehnte. *Koeleria* und *Briza* bildeten viele Halme über einem weichen Rasen. Die Keimung war bei allen drei Gräsern stark. Sie erfolgte bei *Koeleria* und *Briza* kurz nach der Aussaat, bei *Brachypodium* nach einer Überwinterung. Aus der Reihe fiel *Euphorbia cyparissias*, die nur in ganz geringer Anzahl keimte, aber mit den Seitensprossen ihrer weit kriechenden Rhizome ihre anfängliche Unscheinbarkeit schnell überwand und ihr Beet ebenso füllte wie die anderen.

Melica ciliata-Teucrium botrys-Ges.: *Melica* und *Teucrium* keimten wenige Wochen nach der Ansaat im Spätsommer und gelangten im Juni des folgenden Jahres zum Blühen. *Melica* bildete einen locker geschlossenen, 30 cm hohen Bestand mit 10 Halmen, der schlaffer erschien als am natürlichen Steinbruchsstandort. *Teucrium botrys* bedeckte sein Beet mit einem 20 cm hohen, dichten, saftig grünen Polster und blühte reich. *Echium vulgare* und *Inula conyza* keimten erst nach einer Überwinterung der Samen, wuchsen im ersten Jahre zu kräftigen Rosetten heran und blühten im zweiten Sommer üppig. Die Individuenzahl war bei ihnen anfangs hoch, sank aber infolge Unterdrückung der schwächeren Pflanzen durch die stärkeren. Von *Echium* kam nur ein Stück zum Blühen, dessen Blattrosette 80 cm Durchmesser besaß und das 6 blütenreiche Sprosse von 1 m Höhe bildete. Bei *Inula conyza* fiel die Ungleichheit der Blattrosetten auf, deren größte 30 cm Durchmesser erreichten, während die kleinsten bei 5 cm stehenblieben. Zwei Stücke wuchsen zu 1,70 m Höhe heran und blühten kräftig. *Vincetoxicum* keimte gleichfalls im Frühjahr, erreichte bis zum Herbst mit 15 Individuen 25 cm Höhe und blühte im zweiten Sommer. Die Pflanzen waren schlaff und ähnelten der im Walde zu findenden Wuchsform.

Festuca valesiaca-Stipa capillata-Ges.: Die meisten Arten wuchsen kräftig und zahlreich heran. Sie wichen aber habituell von den Wildpflanzen in einer Weise ab, die auf eine Verminderung der Lebensfähigkeit hindeutete. *Astragalus danicus*, der sich im natürlichen Rasen durch eine besonders karge, gedrungene Wuchsform auszeichnet, produzierte im Garten saftige, schlaffe Blattmassen unerwarteten Ausmaßes, jedoch keine Blüten. Am Ende des zweiten Jahres lagen seine meterlangen Zweige, die durch Seitensprosse aus den Rhizomen vermehrt waren, schwer und geschlossen auf dem Boden. Ebenfalls ungewöhnlich üppig entwickelte sich *Astragalus exscapus*, dessen Pflanzen ihren Blührhythmus verloren und im September Knospen, Blüten, reife und unreife Früchte gleichzeitig trugen, während am natürlichen Standort das Blühen auf einen kurzen Zeitraum im Frühsommer zusammengedrängt ist. Im zweiten Jahre starben die meisten Pflanzen. An ihren auf 5—10 cm verlängerten, verzweigten Stämmen zeigte sich starker Schneckenfraß. Auch bei *Oxytropis pilosa* setzte nach der ersten Blühperiode Absterben ein, ohne daß an den Gartenexemplaren auffällige Unterschiede gegenüber den Wildpflanzen bemerkt werden konnten. *Stipa capillata* brachte normal aussehende, kräftige Horste hervor und fruchtete reichlich und gesund. Die Pflanzen waren aber nur mit wenigen Wurzeln locker angeheftet, so daß sie sich leicht ein wenig vom Boden abheben und auch seitlich bewegen ließen. *Aster linosyris* entwickelte sich zu einer Höhe von 80 cm und bildete etwa 20

mit Blüten schwer beladene Zweige je Pflanze. Zugleich litt der ganze Bestand aber an seiner Festigkeit und lag wie mit Stickstoff überdüngtes Getreide am Boden, ohne mit Blühen aufzuhören. *Seseli hippomarathrum* brachte weiche, weitschweifig aufgelöste Blätter und niederliegende Blütensprosse hervor, denen der hart-gedrungene Habitus der Wildpflanzen ganz und gar abging.

Gesund und üppig, aber nicht hypertrophisch wuchsen *Alyssum montanum*, *Phleum Boehmeri*, *Verbascum phoeniceum*, *Asperula glauca* und *Hypericum elegans*, die sämtlich schon im ersten Sommer blühten. Abweichend verlief die Jugendentwicklung bei *Adonis vernalis*, der während zweier Vegetationsperioden nur niedrige, noch durchaus jugendliche, aber gesund und kräftig aussehende Sprosse ohne Blüten hervorbrachte. Unüberwindbaren Schwierigkeiten des Jugendwachstums standen *Inula germanica* und *Scabiosa canescens* gegenüber. Die wenigen *Inula*-Keimlinge, die im zweiten Jahr nach der Aussaat bemerkt wurden, gingen schon in ganz jugendlichen Stadien ein. *Scabiosa* wurde ein Jahr alt, bildete Rosetten von 10 cm Durchmesser und verschwand dann.

In der *Festuca valesiaca-Stipa capillata*-Ges. traten die Keimlinge vielfach in hohen Anteilen der ausgesäten Samen auf (*Astragalus exscapus* 90%, *Alyssum montanum* 67%, *Astragalus danicus* 58%, *Aster linosyris* 53%, *Seseli hippomarathrum* 46%, *Adonis vernalis* 43%). Schwach keimte *Verbascum phoeniceum* (5%). Die Zahlen der übrigen lagen zwischen 20 und 40%. Bei *Seseli* und *Hypericum elegans* starben die meisten Jungpflanzen kurz nach dem Keimen bis auf 6 bzw. 1. Die Individuenzahlen der restlichen Arten nahmen über längere Zeit hin nach und nach ab.

Festuca Duvalii-Thymus serpyllum-Ges.: Dieser Rasen umfaßt niedrig bleibende, gedrungen wachsende Pflanzen, deren meiste den ihnen überlassenen Boden durch starke Ausdehnung in die Breite schnell bedeckten. *Hieracium pilosella* gelangte, nachdem es einen festen Blätterteppich hervorgebracht hatte, zwei Monate nach dem Keimen zum Blühen. Seine Jugendentwicklung war die kürzeste aller untersuchten Arten. Die übrigen Teppich- und Rosettenpflanzen der Gesellschaft brauchten bis zum Blühen 5 (*Veronica spicata*), 9 (*Sedum mite*, *Silene otites*) und 15 Monate (*Thymus serpyllum*). Ihre Individuen breiteten sich vorher in kurzer Zeit auf Flächen von 25—50 cm Durchmesser dicht und fest aus. Die Mengen waren sehr ungleich. *Thymus* brachte 1 Exemplar, *Sedum* 9, *Hieracium pilosella* und *Silene otites* je 21 Exemplare hervor. Von den zur Gesellschaft gehörenden Horstgräsern keimte *Festuca Duvalii* zu 50%, *Festuca valesiaca* zu 14%, *Poa badensis* zu 4% kurz nach dem Aussäen. Die Zahl der Pflanzen ging bei diesen dreien bis zum folgenden Sommer, wo sie kräftig zum

Blühen kamen, je auf die Hälfte zurück. Die *Festuca*-Arten erreichten mit ihren Horsten 15—20 cm, *Poa badensis* 10 cm Durchmesser.

Onopordetum acanthii: Die Hochstauden des Onopordetums scheinen in ihrer Jugend starken Wachstumshemmungen ausgesetzt zu sein, die nur von wenigen Individuen überwunden werden. Diejenigen, die trotzdem heranwachsen, entfalten sich später um so üppiger und lassen eine massige, raumfüllende Vegetation entstehen. Diese Vorstellung stützt sich nicht nur auf die Gartenversuche, sondern vor allem auf die Beobachtung, daß die Individuenzahlen an den natürlichen Standorten des Unstrutgebietes immer oder vorübergehend sehr gering sind, was insofern verwunderlich ist, als es sich um hapaxanthe Pflanzen mit hoher Samenproduktion handelt, die sich in kurzen Abständen erneuern müssen.

Cirsium lanceolatum keimte im April. Im Juni besaßen 10 Stücke Blattrosetten von 35 cm, im September von 75 cm Durchmesser und 35 cm Höhe. Im Juli des folgenden Jahres blühten sie bei 2 m Höhe mit 3,5 cm dicken Sprossen. *Cynoglossum* erreichte mit 4 Individuen, die im Frühjahr gekeimt hatten, im Juni 10 cm Höhe. Ein fünftes kümmerte. Im Herbst betrug der Durchmesser der Blattrosetten 60 cm. Im Juli des nächsten Jahres besaß das größte Exemplar 21 mit Blüten dicht besetzte Sprosse von 1 m Höhe. *Carduus nutans* brachte 6 Keimlinge hervor, deren Rosettendurchmesser 20 cm erreichte und von denen einer im ersten Sommer zu blühen begann. Die Pflanzen blieben schwächlich und gingen bis zum Herbst ein. Von *Reseda lutea* waren im Sommer nach der im Oktober erfolgten Aussaat 3 Stücke vorhanden, deren stärkstes 7 Blütensprosse von 30 cm Höhe aufwies. Von *Onopordon* wurde überhaupt keine Keimpflanze bemerkt. Dies steht im Einklang mit Ergebnissen der Keimversuche in Petrischalen, bei denen sich zeigte, daß an vielen Standorten im Untersuchungsgebiet ausschließlich leere Früchte auftraten. Abweichend verhielt sich *Bromus tectorum*, der mit besonders hoher Individuenzahl keimte und einen dichteren Bestand bildete als ein Getreidefeld.

Sesleria-Teucrium montanum-Ges. und *Sesleria*-Mesobrometum: Die Arten dieser Gesellschaften keimten in der Mehrzahl zögernd und mit geringen Prozentzahlen. Sie erstarkten langsam, erreichten nach Ablauf der ersten Vegetationsperiode Größen von 10—20 cm und begannen erst in der zweiten zu blühen. *Sesleria*, *Carex montana*, *Teucrium montanum* und *Coronilla vaginalis* wuchsen zu gedrungenen Horsten oder festen Teppichen heran, *Anthericum liliago* und *Thalictrum minus* strebten schmal in die Höhe. Die Keimung war bei *Sesleria* (35%) und *Thalictrum* (30%) verhältnismäßig hoch, bei *Teucrium montanum* (3%) und *Carex montana* (2%) sehr niedrig, bei *Coronilla vaginalis* betrug sie 22%. *Teucrium montanum* sah im Garten schlaff und aufgelöst aus,

Tabelle 2. *Individuenzahl, Höhen- und Breiten-*

Erläuterungen: Die Angaben sind bei jeder Art auf 4 Zeilen verteilt: 1. Zeile: Buchstaben bedeuten schwaches, vereinzeltes Blühen und Fruchten. 2. Zeile: machte. 3. Zeile: Mittlerer Durchmesser der Einzelpflanzen in Zentimetern. Zahlen bedeuten Halm-

	1942						1943							
	Monat						Monat							
	6	7	8	9	10	11	2	3	4	5	6	7	8	9
														Triticum repens-
				S	K							B	F	
Scabiosa ochroleuca					49			48		d				
						8		6		20	35		40	
						2		2		15		45	80	
				S				K						
Coronilla varia									3		3			
									2		20			100
									2		20			30
				S	K									
Rapistrum perenne					6			2	1		2		3	
					5				4		15		30	
					1				1				3	
														Peucedanum cervaria-
				S			K							
Peucedanum cervaria								43	55	d				
									2		10		15	
									5		15		20	35
					S	K								
Aster amellus						3			19		16			
						1			4		8		10	
						0,5			1		4		10	
				S		K							(B)	
Inula salicina						4				17				
						0,5				1	2			12
						1				2	5			35
														Onopordetum
			S					K						
Cynoglossum officinale								2			5			5
											5			60
											10			35
		SK								B	F			
Bromus tectorum		18	45		d									
					5			5			30			
		5	10		25			35			75			
														Melica ciliata-
				S	K						B	F		
Teucrium botrys					21					d				
										15	25			
										7	20			

wachstum zwischen Keimung und Blühreife.

S Aussaat, K Keimungsbeginn, B Blühbeginn, F Fruchtreife. Eingeklammerte Individuenzahlen. d dichter Bestandesschluß, der genaues Zählen unmöglich 4. Zeile: Mittlere Höhe der Einzelpflanzen in Zentimetern. Eingeklammerte höhen bei Gräsern.

1944 Monat 2	3	4	5	6	7	8	9	Arten mit ähnlichem Verhalten
Bromus inermis-Ges.								
								Bromus inermis, Tragopogon maior, Medicago falcata, Centaurea rhenana, Salvia pratensis, Stachys rectus, Carduus acanthoides, Falcaria vulgaris (die beiden letzten erst im 2. Jahre blühend)
					B		F	*Astragalus cicer*
		1						
		30			150		250	
		20			30		40	
					B		F	*Nonnea pulla* (schon im 1. Jahre blühend)
		3			3			
		20			30			
		5			100			
Mesobrometum								
					B		F	*Laserpitium latifolium, Peucedanum officinale, Bromus Benekeni, Solidago virga aurea* (die beiden ersten blühten 1944 noch nicht)
		30			60			
		25			170			
						B	F	*Veronica teucrium, Geum urbanum, Serratula tinctoria* (die letzte schon im 1. Jahre blühend)
		11						
		7				20		
						40		
					B		F	*Hypericum hirsutum, Genista tinctoria* — ausserdem *Astragalus glycyphyllos* (verhielt sich wie *Coronilla varia*)
		12						
		4			20			
		8			100			
acanthii.								
				B	F			*Reseda lutea, Carduus nutans, Cirsium lanceolatum, Onopordon acanthium* (die letzte Art keimte auf dem Beet überhaupt nicht, gehört aber hierher)
		5						
		25			50			
		20			100			
Teucrium botrys-Ges.								
								Melica ciliata

Tabelle 2.

	1942						1943							
	Monat						Monat							
	6	7	8	9	10	11	2	3	4	5	6	7	8	9
Inula conyza					S	K								
						1					25		d	
						2					25		30	
											10		15	
Vincetoxicum off.				S										
											25		15	
											3		10	
											8		25	
														Typisches
Pimpinella saxifraga						S		K					B	F
										46		d		
										6		20	30	30
										4		10	50	60
Potentilla verna	S	K							B	F				
		58	60		d									
		0,5	2		8	15		16	20					
			1		3	5		5	5					
Euphorbia cyparissias	S	K								B		F		
		5	3			2		1		1	(28 Sprosse)			
		0,5	1			3		2		30				
		1	2			10		4		20				
Brachypodium pinnatum		S		K										
					7			4			46			d
					2			2			4			
					2			1,5			5			40
														Festuca valesiaca-
Astragalus exscapus		SK									(B)	(F)	B	F
		75	90		d			laufendes Absterben						
			6	20							40			50
			4	10							20			25
Stipa capillata				S	K								(B)	(F)
					14	36		21		20			d	
						2		1		4	5		20	
						5		4		10	15		30	(50)
Alyssum montanum		SK							B	F				
		67			d									
		0,2			12				18	20				
		0,5			5				5	8				
Adonis vernalis	S				K									
					4	43		15			17			10
						0,5		0,5			2			4
						0,5		0,5			4			10

(Fortsetzung.)

1944 Monat 2	3	4	5	6	7	8	9	Arten mit ähnlichem Verhalten
					B		F	*Echium vulgare*
					30			
					120		170	
					B		F	
					12			
					12			
					45			
Mesobrometum.								
								Sanguisorba minor, Agrimonia eupatoria, Daucus carota, Bupleurum falcatum, Centaurea iacea, Erysimum crepidifolium, Hypericum perforatum, Galium ver., Centaurea jac., Cichorium int., Ononis spinosa, Origanum vulgare
								Helianthemum chamaecistus, Leontodom hispidus, Asperula cynanchica, Lotus corniculatus, Dianthus carthusianorum, Brunella grandiflora, Brunella vulgaris, Plantago media, Arabis hirsuta
				B	F			*Koeleria pyramidata, Briza media, Carlina vulgaris, Primula veris, Achillea millefolium* (Primula erreichte nur die Größenordnung 20 cm)
		25		40				
***Stipa capillata*-Ges.**								
				B	B	BF		*Aster linosyris, Seseli hippomarathrum, Astragalus danicus, Oxytropis pilosa, Hypericum elegans, Verbascum phoeniceum*
							6	
		15			50			
		5			20			
					B	F		*Phleum Boehmeri*
					4			
		15			50			
		20			120			
								Asperula glauca
								Inula germanica, Scabiosa canescens (beide starben lange vor dem Erreichen der Blühreife ab)
		8						
		2			3			
		5			12			

Tabelle 2.

	1942						1943							
	Monat						Monat							
	6	7	8	9	10	11	2	3	4	5	6	7	8	9
														Festuca Duvalii-
Festuca Duvalii		SK									B	F		
		45	50		30	d					20			
					5						15			
		2			10						20	(50)		
Hieracium pilosella	S	K			BF									
		21	21		d									
		0,2		10	15									
Thymus serpyllum			S					K						
								1		1	1			1
										3	5			45
										1				
														Sesleria-Teucrium montanum-Ges.
Sesleria coerulea	S	K	mehrere Individuen verwachsen miteinander											
		26	35	20				23			15			5
		1						3			6			20
		1						2			4			15
Thalictrum minus				S				K						
									20		30			d
									2		4			15
									2		3			12
Helianthemum apenninum		SK								B	F			
		18	8	11				2			2			
			0,5	8				15		25				
			1	6				12		15				
														Carex humilis-
Carex humilis	S	K	mehrere Individuen verwachsen miteinander											
		11			14						6			6
					2						8			20
			1		4						5			20
Anthericum ramosum				S				K					(B)	
										40	38			
										2	3		8	
										5	10		30	
Geranium sanguineum		S		K									B	F
				2	3	12		10		18	25	d		
						5		4		17	20		20	
						3		3		10	20		25	

die anderen Arten wuchsen straff und gedrungen wie am natürlichen Standort. *Anthericum liliago* nahm besonders langsam an Größe zu und bildete auch im zweiten Jahre nur schmale Blattbüschel von 10—15 cm Höhe, aber normalem Aussehen. Abweichend verhielten sich *Carlina acaulis* und *Helianthemum apenninum*, die schnell erstarkten

(Fortsetzung.)

1944 Monat 2	3	4	5	6	7	8	9	Arten mit ähnlichem Verhalten
Thymus serpyllum-Ges.								
								Festuca valesiaca, Poa badensis
								Sedum mite, Silene otites, Veronica spicata (blühten erst nach einer Überwinterung)
				B				
		1		1				
		35		50				
und *Sesleria*-Mesobrometum.								
		B	F					*Coronilla vaginalis, Teucrium montanum, Carex montana, Carlina acaulis*
		5						
		30	30					
		20	40					
							B	*Anthericum liliago* (blühte im 2. Jahre noch nicht)
		20					20	
		6					30	
		3					75	
Anemone pulsatilla-Ges.								
		B	F					*Globularia vulgaris, Pulsatilla vulgaris, Helianthemum canum*
		20						
		20						
						B	F	*Allium fallax, Inula hirta, Stipa ioannis* (diese blühte 1945). Außerdem wohl *Polygonatum officinale*, von dem keine Keimlinge beobachtet wurden
		35				30		
		4				20		
		10				50		
								Teucrium chamaedrys, Filipendula hexapetala (blühten erst 1944), *Hippocrepis comosa*

und 4—8 Monate nach dem Keimen ausgebreitete, sehr feste Einzelpflanzen hervorbrachten, die bei *Carlina* das Beet geschlossen bedeckten. *Helianthemum apenninum* wuchs im Gartenkulturversuch des Jahres 1942 mit nur zwei Exemplaren heran. Auf zwei anderen Beeten, deren eines eine Mischansaat der *Sesleria-Teucrium montanum*-Ges. trug,

schloß es sich dagegen zu einem dichten Teppich zusammen. In allen Kulturen kamen *Helianthemum apenninum* und *Carlina acaulis* im Jahre nach der Aussaat zum Blühen.

Carex humilis-Anemone pulsatilla-Ges.: Die Pflanzen wuchsen ähnlich wie diejenigen der vorigen Gesellschaft heran. *Carex humilis, Globularia vulgaris, Pulsatilla vulgaris, Helianthemum canum, Hippocrepis comosa* bildeten niedrige Horste bzw. Rosetten, *Stipa ioannis, Allium fallax, Anthericum ramosum, Inula hirta* wuchsen schmal in die Höhe und *Filipendula hexapetala, Teucrium chamaedrys, Geranium sanguineum* breiteten sich locker aufgelöst in die Höhe und nach den Seiten aus. Die Erstarkung erfolgte bei allen Arten mit Ausnahme von *Hippocrepis* langsam, führte aber zu gut aussehenden, gesunden Pflanzen, die meist im zweiten Jahre blühen. Etwas größer als am natürlichen Standort entwickelten sich im Garten *Globularia* und *Allium fallax.*

Die Keimzahlen waren hoch bei *Anthericum ramosum* (40%), *Filipendula hexapetala* (35%), *Allium fallax* (25%), *Pulsatilla vulgaris* (23%), *Globularia vulgaris* (20%). Die Individuenzahl sank im Laufe des Versuchs bei *Filipendula* und *Pulsatilla* auf je 4, bei den übrigen auf etwa die Hälfte des ursprünglichen Wertes. Sehr starker Rückgang erfolgte bei *Helianthemum canum*, von dessen Keimlingen nur zwei heranwuchsen. Der eine entwickelte sich zu einer stattlichen Pflanze von 20 cm Durchmesser, der andere blieb kleiner. Abweichend verhielt sich *Hippocrepis*, die schon im ersten Sommer dichte, reichblühende und fruchtende Teppiche von 30 cm Durchmesser hervorbrachte.

Eine in Zahlen gefaßte Übersicht des Entwicklungsganges der Jungpflanzen gibt Tabelle 2. Die Auswahl der Beispiele berücksichtigt für jede Gesellschaft die tonangebenden Arten ebenso wie die abweichend sich verhaltenden. Diejenigen Pflanzen, deren Jugendwachstum nach Intensität und Gestaltung sich den in der Tabelle ausführlich behandelten Beispielen anschloß, sind jeweils hinter diesen in einer besonderen Spalte angeführt. Innerhalb der somit abgegrenzten Gruppen annähernd einheitlicher Arten herrscht begreiflicherweise eine gewisse Unausgeglichenheit, die Abweichungen um etwa 50% der angegebenen Zahlen mit sich bringt.

Tabelle 3 gibt die mittleren Individuenzahlen der jeweils zu einer Gesellschaft zusammengefaßten Arten kurz nach dem Keimen sowie zu Beginn der Blütezeit an. Hier zeigen sich erhebliche Gegensätze zwischen den fünf in der Tabelle zuerst genannten Artenkombinationen und den übrigen. Hohe Individuenzahlen kommen mit Ausnahme der *Festuca valesiaca-Stipa capillata*-Ges., über deren abweichendes Verhalten schon gesprochen wurde, nur den ausbreitungskräftigen Gesellschaften zu. Umgekehrt sind auf den dünn besiedelten Beeten diejenigen Arten vertreten, die ihre Wuchsorte nicht wirksam vermehren

Tabelle 3. *Die Individuenzahlen auf den Freilandbeeten in Beziehung zur Gesellschaftszugehörigkeit.*

	Anzahl der untersuchten Arten	Höchste festgestellte mittlere Individuenzahl je Gesellschaft	Mittlere Individuenzahl je Gesellschaft zur Blütezeit (ohne die Arten der Spalte 4)	Anzahl der Arten mit dichtem Bestandesschluß (nicht auszählbar)
Bromus inermis-Triticum repens-Ges.	13	37 ± 22	24 ± 18	3
Peucedanum cervaria-Mesobrometum	13	34 ± 22	12 ± 8	5
Festuca valesiaca-Stipa capillata-Ges.	15	34 ± 16	16 ± 10	3
Typisches Mesobrometum	29	31 ± 15	11 ± 4	14
Melica ciliata-Teucrium botrys-Ges.	5	30 ± 7	15	4
Sesleria-Mesobrometum und *Sesleria-Teucrium montanum*-Ges.	8	19 ± 11	11 ± 8	1
Carex humilis-Anemone pulsatilla-Ges.	12	16 ± 9	9 ± 6	1
Festuca Duvalii-Thymus serpyllum-Ges.	8	15 ± 12	6 ± 5	2
Onopordetum	6	12 ± 10	4 ± 2	1

können, wobei wieder eine Ausnahme in Gestalt der stark expansiven *Festuca Duvalii-Thymus serpyllum*-Ges. zu bemerken ist. Die Prüfung der Keimfähigkeit in Petrischalen ließ diese Unausgeglichenheit nicht erkennen. Es muß also angenommen werden, daß die Keimpflanzen der nicht ausbreitungsfähigen Gesellschaften in größerer Zahl eingingen als die der ausbreitungskräftigen.

Tabelle 4 stellt eine Zusammenfassung der Beobachtungsergebnisse dar.

Die hier vorgebrachten, an Reinsaaten einzelner Arten gewonnenen Beobachtungen bestätigten sich an Mischsaaten, die jeweils viele Arten einer Gesellschaft auf einem Beete vereinigten. Nach einem Jahre stand das Mesobrometum als ein meterhoher, dichter, grober, gut gemischter Rasen. Einige Arten waren unterdrückt, die meisten aber hielten sich die Waage in einem hart erscheinenden Konkurrenzkampf. Ganz anders bot sich die *Carex humilis-Anemone pulsatilla*-Ges. dar. Sie bildete einen wenige Zentimeter hohen, feingewirkten Teppich, in dem niedrige, kleine bis winzige, aber gut aussehende Pflänzchen vorherrschten, aus denen die hochstrebenden schmalen Blätter von *Stipa ioannis, Allium fallax, Anthericum ramosum, Iris aphylla* herausragten. Hier waren die auf den Nachbarn verdrängend wirkenden Kräfte viel geringer als im Mesobrometum. *Salvia pratensis*, von der einige Stücke vorhanden waren, wuchs über alle hinweg und hätte voraussichtlich die ganze Gesellschaft unterdrückt, wenn sie nicht entfernt worden wäre. In der *Festuca valesiaca-Stipa capillata*-Ges. und der *Sesleria-Teucrium montanum*-Ges. herrschten einige wenige Arten *(Festuca valesiaca, Verbascum phoeniceum* bzw. *Helianthemum apenninum* und *Carlina acaulis)*

Tabelle 4.

Dynamik der Jugendentwicklung von Trockenrasenpflanzen in Gartenkultur[1].

I. Entwicklung mit hoher Individuenzahl (etwa 35% der ausgestreuten Samen) einsetzend, schnell zu geschlossenen Beständen führend.
  1. Pflanzen in kurzer Zeit zur Größenordnung 100 cm heranwachsend:
    a) Pflanzen überwiegend in der ersten Vegetationsperiode nach dem Ansaatjahr zum Blühen gelangend: *Triticum repens-Bromus inermis*-Ges.
    b) Pflanzen in der ersten, auf das Ansaatjahr folgenden Vegetationsperiode meist noch nicht zum Blühen gelangend: *Peucedanum cervaria*-Mesobrometum.
  2. Pflanzen in kurzer Zeit zur Größenordnung 50 cm heranwachsend:
    a) Pflanzen dichte, feste, dauerhafte Bestände bildend, überwiegend in der ersten Vegetationsperiode nach dem Ansaatjahr zum Blühen gelangend: Typisches Mesobrometum.
    b) Pflanzen dicht geschlossene, aber schlaffe, hypertrophische Bestände bildend, die durch Absterben vieler Individuen zu Auflockerung neigen. Etwa 75% der Arten in der ersten Vegetationsperiode nach dem Ansaatjahr blühend: *Festuca valesiaca-Stipa capillata*-Ges.

II. Entwicklung mit niedriger Individuenzahl (etwa 15% der ausgestreuten Samen) einsetzend, zu offenen Beständen führend.
  1. Pflanzen zur Größenordnung 80 cm in sehr kurzer Zeit heranwachsend, Individuenzahl besonders niedrig: Onopordetum.
  2. Pflanzen zur Größenordnung 30 cm heranwachsend:
    a) Pflanzen niedrig bleibend, aber in der Breite sehr nachdrücklich raumfüllend, in der ersten Vegetationsperiode nach dem Ansaatjahr zum Blühen gelangend: *Festuca Duvalii-Thymus serpyllum*-Ges.
    b) Pflanzen langsam raumfüllend, erst in der zweiten Vegetationsperiode nach dem Ansaatjahr oder noch später zum Blühen gelangend: *Carex humilis-Anemone pulsatilla*-Ges. *Sesleria-Teucrium montanum*-Ges. *Sesleria*-Mesobrometum.

einseitig vor. Hier konnte noch keine Tendenz auf die Bildung einer ausgeglichenen Gesellschaft hin erkannt werden.

Allgemeine Folgerungen.

Die Fähigkeit einer Pflanze, durch kräftiges Wachsen den Jugendzustand in kurzer Zeit zu überwinden, bringt ihr im Konkurrenzkampf verschiedene Vorteile. Eine solche Pflanze vermag die jugendliche Schwäche schnell abzustreifen, die allen Keimlingen anhaftet. Sie vermag einen freien Platz binnen kurzem so auszufüllen, daß andere sich nicht mehr leicht ansiedeln können. Sie vermag aber auch noch durch das frühe Eintreten der Blühreife mit ihren eigenen Nachkommen in kurzer Zeit abermals neuen Raum zu erobern. Es müßte freilich geprüft werden, inwieweit Gelegenheit besteht, eine in dieser Richtung im Garten gezeigte Überlegenheit auch an den natürlichen Standorten

[1] Die *Melica ciliata-Teucrium botrys*-Ges. ist in diesem Schema weggelassen, da von ihr zu wenige Arten untersucht wurden. Ihre Pflanzen zeigten Ähnlichkeit mit denen des Typischen Mesobrometums und des Onopordetums.

auszunutzen. Wahrscheinlich wird diese Gelegenheit für die hier behandelten Gesellschaften in solchen Jahren gegeben sein, in denen reichliche, gleichmäßig verteilte Niederschläge den sommerlichen Wassermangel in den oberen Bodenschichten der Steppenheide mildern, der für flachwurzelnde Pflanzen den stärksten begrenzenden Faktor dieser Standorte bedeutet.

Außerdem erscheint die Annahme berechtigt, daß überdurchschnittlich gute Wuchsbedingungen auch aus der Beschaffenheit der für die Ansiedlung offenstehenden Flächen entstehen. Diese haben als Weinberge, Obstgärten, Hochäcker ehemals landwirtschaftliche Pflege erfahren, die über das Düngen und Pflügen hinaus meist auch Steineablesen und Herbeitragen von Feinerde umfaßt. Außerdem fehlt dem Neuland in den ersten Jahren der dichte Bewuchs perennierender Mitbewerber, die im alten Rasen jedes Stückchen Boden durchwurzeln. Somit liegt es nahe, den Brachflächen im Vergleich mit unberührten Rasenstandorten Ähnlichkeit mit Gartenbeeten zuzuschreiben und zu erwarten, daß eine Pflanze, die im Garten anderen an Wuchskraft überlegen ist, ihre Überlegenheit auch auf Brachland erweisen wird. Hierzu in Übereinstimmung stehen Beobachtungen am Standort (Linkola 1936, Krause 1940), denen zufolge manche Arten auf Brachland um vieles massenwüchsigere Individuen hervorbringen als an ihren normalen Standorten im geschlossenen Rasen. Demnach würde etwa dem Typischen Mesobrometum, dem *Peucedanum cervaria*-Mesobrometum, der *Triticum repens-Bromus inermis*-Ges., der *Festuca Duvalii-Thymus serpyllum*-Ges. und der *Melica ciliata-Teucrium botrys*-Ges. gegenüber der *Carex humilis-Anemone pulsatilla*-Ges., dem *Sesleria*-Mesobrometum und der *Sesleria-Teucrium montanum*-Ges. im Konkurrenzkampf um die Eroberung von Brachland eine Bevorzugung dadurch entstehen, daß die Jungpflanzen der ersten Gruppe von Gesellschaften weit schneller zu erstarken vermögen als die der zweiten.

Andere Folgerungen müssen aus dem Verhalten derjenigen Arten der *Festuca valesiaca-Stipa capillata*-Ges. abgeleitet werden, die im Garten ein hypertrophisches Wachstum mit disharmonischer Veränderung der Gestalt und Herabsetzung der Vitalität zeigten. Es ist nicht ausgeschlossen, daß diese Empfindlichkeit gegenüber Lebensbedingungen, die das Wachstum allzusehr fördern, eine Ausbreitungsschranke darstellt, die nicht, wie es bei den vorher behandelten Gesellschaften der Fall war, hauptsächlich auf dem Umweg über die Konkurrenz in das Vegetationsgefüge eingreift, sondern eine unmittelbare Reaktion der jungen Pflanze gegenüber dem abiotischen Standort hervorruft.

Die Kulturversuche erbrachten keinen Beitrag zur Lösung der Frage, warum manche Arten, die auf den Beeten in gesunder, gleichbleibender

Üppigkeit und großer Menge gediehen, im Untersuchungsgebiet zu den seltensten, auf enge Standorte beschränkten Pflanzen gehören. Hier sind *Helianthemum apenninum*, *Silene otites* und *Alyssum montanum* zu nennen.

Es war geplant, die untersuchten Arten auch auf Probeflächen in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet anzusäen, sowie spontan auftretende Keimlinge in den einzelnen Gesellschaften zu beobachten. Der Krieg verhinderte dies, doch soll nicht unerwähnt bleiben, daß die bisher zufällig gesammelten Beobachtungen derartige Arbeiten fruchtbar und interessant erscheinen lassen, so daß dazu geraten werden darf, sich ihnen bei Gelegenheit zuzuwenden.

Die Beobachtungen lassen sich mit einem etwas weiter gespannten Problem der Lehre von der Vegetationsdynamik verknüpfen. Zu den Faktoren, die über die Gestaltung der Pflanzendecke bestimmen, gehört auch der Rhythmus, in dem äußere Kräfte zerstörend und damit zugleich erneuernd einwirken. Die Spannweite der Extreme, zwischen denen dieser Rhythmus über den Gesamtbereich der Vegetation hin variiert, ist so groß, daß sie erst nach einer gewissen Überlegung in das Bewußtsein eingeht. Ein Extrem liegt bei den Standorten der Unkrautgesellschaften in Gärten, die mehrere Male im Jahre gehackt werden, ein anderes bei gewissen geologisch seit Erdzeitaltern ungestört gebliebenen, den Menschen schwer zugänglichen, im weitesten Sinne unberührten Landschaften, für die nach HUMBERT (1928, 1940) Teile Madagaskars und Westafrikas (Angola) als Beispiele genannt seien.

Standorte, deren Vegetation gezwungen ist, sich in kurzen Abständen zu erneuern, können nur von Pflanzen besiedelt werden, die binnen kürzester Frist ihr Leben bis zu einem Zustande vollenden, in dem sie die Katastrophe ohne Schaden überstehen. Das sind hauptsächlich Therophyten und Zwiebel- oder Rhizomgeophyten mit regenerationsfähigem Wurzelstock. Auf den ungestörten Standorten können sich dagegen auch Gewächse erhalten, die durch unstete Einflüsse empfindlich gestört werden. Nur im Schutze solcher naturgeschaffener Banngebiete finden sich daher gewisse Altendemismen, die als „lebende Fossilien" nicht mehr in die Welt passen und sonst überall ausgestorben sind. HUMBERT nennt in diesem Zusammenhang *Welwitschia mirabilis* in Angola und viele Arten der Flora Madagaskars. Eine Voraussetzung für das Fortbestehen solcher Pflanzensiedlungen ist die langfristige Ausgeglichenheit ihrer Standortsbedingungen, deren sie entweder unmittelbar bedürfen oder von denen sie indirekt abhängen. So bedeutet ein einziger Brand in den unberührten Bergwäldern Madagaskars für viele Altendemismen, die in den daraufhin sich einstellenden Sekundärwäldern oder Grasfluren keine Lebensmöglichkeit finden, ein „désastre irréparable" (HUMBERT 1928).

Zwischen den angeführten äußersten Fällen dürfte der Rhythmus der Erneuerung in vielen Zwischenstufen allerorts die Vegetationsbildung entscheidend beeinflussen. Ein Beispiel stellt das Raumgewinnen kurzfristig sich erneuernder Pflanzen auf Kosten der langlebigen unter dem Einfluß des Menschen dar. So hat die Vergrößerung der Kulturflächen mit kurzer Umtriebszeit oder die Nutzung der spontanen Vegetation das Zunehmen der Therophyten in den Waldgebieten der gemäßigten Zone und das Zunehmen regenerationsfähiger Gramineen auf den durch periodische Brände verwüsteten Standorten tropischer Wälder zur Folge gehabt. Das gleiche gilt für die Tierwelt, wo die langlebigen, sich spärlich vermehrenden Wesen, seien sie durch Körperkräfte noch so bevorzugt, durch die unsteten Eingriffe des Menschen auf immer zurückgedrängt werden, während Nagetiere und Insekten mit ihrem engen Reproduktionszyklus immer wieder durch die schmalen Lücken schlüpfen, die ihnen der Mensch zum Leben noch läßt, und trotz aller Nachstellungen eher zu- als abnehmen.

Auch das gegenseitige Verhältnis der hier behandelten Trockenrasen muß unter diesem Gesichtspunkt betrachtet werden. Die Arten der *Carex humilis-Anemone pulsatilla*-Ges. und der *Sesleria*-Gesellschaften bedürfen zu ihrer Erhaltung einer ruhigen, in langen Wellen sich erneuernden Entwicklung, die Pflanzen der übrigen Gesellschaften können auch unstete, katastrophale Störungen überwinden, sie ziehen sogar Vorteile aus ihnen. Diese Ungleichheit der Verjüngungsfähigkeit besteht nicht nur zwischen den großen, einander fernstehenden Lebensformengruppen der annuellen und der perennierenden Pflanzen, von denen sie seit jeher bekannt ist, sondern sie tritt, wie die Kulturversuche deutlich machten, auch im Kreise der Perennierenden auf, stellt also offenbar eine verbreitete, tiefgehende Differenzierung der pflanzlichen Lebensäußerungen dar.

Zusammenfassung.

An Keim- und Kulturversuchen wurde geprüft, ob die spezifische Ausbreitungskraft einiger Trockenrasen ihre Ursache in besonderen Verhältnissen des Jugendzustandes der beteiligten Pflanzen hat. Die Keimproben ergaben keine Anhaltspunkte für eine generelle Lösung der gestellten Aufgabe. Keine der untersuchten Artenkombinationen war den anderen gegenüber dadurch bevorzugt, daß die von ihr hervorgebrachten Samen eine besonders hohe mittlere Keimfähigkeit besaßen. In jeder Gesellschaft jedoch entfernten sich einige Einzelarten nach beiden Seiten hin weit vom Mittelmaß. Wohl aber nutzten die Angehörigen expansionsfähiger Gesellschaften die günstigen Lebensbedingungen der Gartenkultur durch rasches, kräftiges Wachsen und

frühes Blühen aus, während die Arten der Gesellschaften mit beschränkter Ausbreitungskraft ihre langsame, spät zur Reife führende Entwicklung beibehielten. Hierin wird ein Beitrag zur Erklärung der Tatsache erblickt, daß manche Gesellschaften schnell und sicher, andere nur zögernd in offenstehendes Brachland eindringen, wo ähnlich wie im Gartenbeet die Voraussetzungen für besonders üppiges Wachstum gegeben sein dürften. Von dieser, für das untersuchte Gebiet für grundlegend gehaltenen Beziehung wichen manche Arten insofern ab, als das im Garten bestehende Maß an günstigen Wuchsbedingungen bei ihnen zu einer Hypertrophie führte, die eine Herabsetzung der Lebenstüchtigkeit mit sich brachte.

Literatur.

Auer, C.: Mitt. schweiz. Anst. forstl. Vers.wes. **25** (1947). — Frey, H.: Die Walliser Felsensteppe. Diss. Zürich 1934. — Hertz, M.: Acta for. fenn. **29** (1925); **41** (1935). — Humbert, H.: C. r. Sci. Soc. biogéogr. **17** (1940). Végétation des hautes Montagnes de Madagaskar. Paris 1928. — Krause, W.: Planta (Berl.) **31** (1940); **34** (1945). — Linkola, K.: Mem. Soc. fauna et flora fenn. **6** (1929). — Acta for. fenn. **42** (1935). — Livingston, B. E.: Carn. Inst. Wash. Publ. **50** (1906). — Montfort, C., u. W. Brandrup: Jb. Bot. **66** (1926). — Renvall, A.: Acta for. fenn. **1** (1913). — Shreve, F.: J. Ecol. **5** (1917). — Söyrinki, N.: Ann. Bot. Vanamo **11** (1938). — Vilberg, G.: Acta et Comm. Univ. Tartuensis (Dorpatensis) A **18** (1929).

Dr. Werner Krause, (17b) Donaueschingen, Hermann-Fischer-Allee 10.

Planta, Bd. 38, S. 157—195 (1950).

Aus den Botanischen Anstalten in Göttingen.

EINFLUSS PERIODISCHER BELEUCHTUNG AUF DIE GUTTATIONSRHYTHMIK.

(UNTERSUCHUNGEN AN KALANCHOË BLOSSFELDIANA.)

Von

MAX HEIMANN.

Mit 30 Textabbildungen.

(Eingegangen am 23. August 1949.)

I. Einleitung.

Beim Studium der Guttation ist bisher dem tagesperiodischen Verlauf nur wenig Aufmerksamkeit gewidmet worden. Wohl finden sich bei manchen früheren Untersuchungen (Literatur bei MOLISCH 1903) Angaben besonders über verstärkte Wasserabscheidung während der Nachtstunden, aber sie beruhen überwiegend auf Schätzungen ohne genaue Messungen. Erst HERTA SCHMIDT (1930), die mit graduierten Kapillaren arbeitete[1], stellte bei *Saxifraga Aizoon* eine unterschiedliche Hydathodentätigkeit während der einzelnen Stunden fest und fand außerdem eine deutliche Beziehung zwischen Guttationstätigkeit und jährlichem Entwicklungsgang der Pflanze. Jedoch konnte sie eine Tagesperiodizität nur unter natürlich schwankenden Außenbedingungen, nicht hingegen im gleichmäßig dunstgesättigten Raum beobachten. In exakten Messungen stellte dann ENGEL (1943) an den Keimlingen von *Avena sativa* eine periodische Guttation fest. Es handelt sich hier jedoch nicht um eine Tagesperiodizität, sondern um „rasch aufeinanderfolgende Guttationswellen mit Übereinstimmung der Lage der Wellenberge und -täler", die ENGEL für autonom hält.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist, unter möglichst exakten Versuchsbedingungen die Einwirkung des Photoperiodismus auf die Guttationsrhythmik zu untersuchen. Bekanntlich werden durch den periodischen Licht-Dunkelwechsel verschiedenartige Prozesse in der Pflanze beeinflußt.

Ihre primäre physiologische Grundlage liegt nach BÜNNING (1936) im Wechsel zweier verschiedenartiger physiologischer Zustände, die aus inneren Gründen in der Pflanze ablaufen und von BÜNNING als photo- und skotophile Phase bezeichnet werden. Die Existenz einer solchen endonomen Rhythmik spiegelt sich nach BÜNNING (1931, 1936, 1943, 1946) z. B. in der „Schlafbewegung" der Blätter wider und ist auch durch das Studium anderer physiologischer Vorgänge wahrscheinlich

[1] HABERLANDT (1897), der mit Fließpapieraufsaugung und deren Wägung auch genaue Werte der Wasserabscheidung erhielt, hat keine Angaben über den tagesperiodischen Verlauf gemacht.

gemacht worden. Da die Guttation — abgesehen von direkten Einflüssen der Außenfaktoren — in ihrem Verlauf von den Änderungen der stoffwechselphysiologischen Vorgänge bestimmt werden dürfte, so scheint sie in besonderem Maße geeignet, eine eventuell vorhandene endogene Rhythmik zum Ausdruck zu bringen, d. h. gewissermaßen ähnlich wie die nyktinastischen Blattbewegungen als Test für eine solche zu dienen.

II. Experimenteller Teil.

A. Methodik.

a) Das Pflanzenmaterial.

Als Versuchspflanze wurde *Kalanchoë Blossfeldiana* benutzt, die gute Guttation zeigt. Bei ihr sind die photoperiodischen Blüherscheinungen gut durchuntersucht (HARDER 1946, HARDER und GÜMMER 1949). Es war daher naheliegend, an diesem Objekt zu prüfen, ob die Guttation ein Spiegel für die endogene Rhythmik ist, da letztere ja nach BÜNNING entscheidenden Einfluß auf das Blühen unter verschiedenen photoperiodischen Bedingungen hat.

Anfangs wurden die Versuche an Sämlingspflanzen durchgeführt, die aber bei längeren Versuchen gewisse Nachteile zeigten; sie wurden daher bald durch *Stecklinge* ersetzt.

Als solche wurden Sproßspitzen mit 5—6 Blattpaaren von 2jährigen Langtagspflanzen verwendet. Ihre Anzucht erfolgte zunächst in größeren mit Sand gefüllten Kästen; nach Ausbildung genügend kräftiger Wurzeln wurden sie einzeln in Töpfe mit guter Komposterde gesetzt. Nach dem Umtopfen verblieben sie noch 4 bis 6 Wochen im Gewächshaus, und dann kamen die jetzt kräftigen Pflanzen in den Versuch. Im allgemeinen wurden nur Pflanzen mit gut entwickelten Wurzeln für die Versuche verwendet; jedoch konnte wiederholt festgestellt werden, daß die Größe des Wurzelsystems nicht immer für die Stärke der Guttation entscheidend ist.

Bis zum Beginn des Versuchs standen die Pflanzen im Langtag. Reichte die natürliche Tageslänge nicht mehr aus, so wurde elektrisches Zusatzlicht gegeben, so daß die Pflanzen täglich insgesamt 13—15 Std Licht erhielten, wodurch das Blühen unterdrückt wurde und sich der Langtagshabitus mit den breiten flachen Blättern ausbildete (HARDER 1946). Die Topfpflanzen wurden während ihrer Anzucht nicht besonders feucht gehalten, sie erhielten aber ausnahmslos einige Stunden vor dem Versuchsbeginn ausreichend Wasser. Einige orientierende Versuche wurden auch mit Pflanzen in Wasserkultur durchgeführt; abgesehen von verringerter Intensität war im tagesperiodischen Verlauf der Guttation kein wesentlicher Unterschied gegenüber den Topfpflanzen zu beobachten.

Die Hauptuntersuchungen fielen in die Monate Mai bis November 1946 und April bis Anfang Dezember 1947.

b) Versuchsanordnung (Abb. 1 und 2).

Grundzüge der Methode. In einem Glaskasten von 75 × 55 × 45 cm Größe (Einzelheiten unten) mit konstanter Temperatur und Luftfeuchtigkeit waren 8 Versuchspflanzen auf einer von außen drehbaren Metallscheibe aufgestellt. Durch ein kleines Fensterchen wurde ein

Tupfer aus Fließpapier in den Raum eingeführt und mit ihm die Guttationstropfen aufgesogen. Dazu wurden die Pflanzen mittels der Drehscheibe in die günstigste Lage gebracht. In den Kasten ragte der Arm einer Torsionswaage hinein, an den der Tupfer vor und nach der Tropfenaufsaugung zur Auswägung der Guttationsmenge gehängt wurde.

Einzelheiten. Bei der Ausführung der Untersuchungen kam es vor allem auf eine möglichste Konstanz der äußeren Versuchsbedingungen an (Luftfeuchtigkeit, Temperatur und Lichtintensität).

Konstante hohe relative *Luftfeuchtigkeit* wurde dadurch erzielt, daß aus einem *Warmwasserspeicher* (*W* in Abb. 1) dauernd vorgewärmtes Wasser von 18° C mit gleichmäßigem Druck in die Apparatur hineingeleitet wurde (60 Liter je Stunde). Durch eine besondere *Berieselungsanlage* (*R*, Abb. 2) aus fein durchlöcherten Messingrohren, die unter dem abgeschrägten Dach des Versuchskastens, an der Hinterwand, den Seitenwänden und der halben Vorderwand angebracht war, wurde das Wasser verteilt und rieselte über eine breite, an den Seitenwänden des Kastens aufgehäufte Schlackenschicht (*Sch*) von 10—15 cm Dicke und 45 cm Höhe nach unten. Auf dem Zinkblechboden der Kammer sammelte sich das Wasser etwa 1 cm hoch an und floß dann durch einen Überlauf nach unten ab. Gegen den Innenraum war die Schlacke mit einer doppelten Lage weißen Filtrierpapiers bedeckt, das ebenso wie die Schlacke selbst dauernd wassergesättigt gehalten wurde. Da der Versuchsraum allseitig geschlossen und Temperaturschwankungen annähernd ausgeschaltet waren, konnte sich die Luft schnell mit Feuchtigkeit sättigen und auf längere Zeit gleichmäßig halten. Zur Kontrolle der relativen Luftfeuchtigkeit diente ein Hygrograph (*HT*, Abb. 2). Ein in dem Versuchsraum angebrachter schwacher *Ventilator* (*V*, Abb. 2) sorgte für dauernde Durchmischung der Luft, so daß überall gleichmäßige Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsverhältnisse herrschten. Auf diese Weise ließ sich die relative Feuchtigkeit konstant auf 98 bis 99 % halten.

Die *Temperatur* wurde durch 2 Heizrohre (*H*), die mit einem *Thermoregulator* in Verbindung standen, automatisch gesteuert, auf 18° C gehalten und von einem Thermographen (*HT*) registriert. Manchmal traten kleine Temperaturunterschiede zugunsten der Licht- oder Dunkelperiode auf, die jedoch selten 0,1—0,3° C überstiegen. Die durch diese kleinen Differenzen sekundär hervorgerufenen Veränderungen der relativen Luftfeuchtigkeit wurden schnell durch die großen freien Wasseroberflächen der Wände und des Bodens kompensiert. Außerdem wurde die Apparatur dauernd von einem Strom *Freilandluft* durchspült (15 Liter je Minute). Diese wurde vorher durch 2 große Flaschen (*Fl*) mit Wasser von je 5 Liter Inhalt geschickt, in denen sie sich auf Zimmertemperatur vorwärmen und mit Wasserdampf sättigen konnte. Die Lüftungsrohre (*Lr*, Abb. 2) führten innerhalb der Apparatur bis tief *in die Schlackenschicht* hinein. Die einströmende Luft verteilte sich zunächst innerhalb der feuchten Schlacke und nach und nach über den ganzen Raum. Aus einigen sehr kleinen Löchern konnte sie aus der Apparatur wieder entweichen.

Als *Lichtquelle* (*Li*, Abb. 2) dienten 6 elektrische Glühbirnen von je 100 Watt. Sie waren von Zeißreflektoren umgeben und hingen zu je 3 auf jeder Seite der Apparatur in etwa 40 cm Abstand über den Gipfeln der Pflanzen. Das Dach des Versuchskastens bestand aus Glas, auf dessen schräge Fläche beiderseits je eine große, 45 Liter Inhalt fassende Kühlwanne (*K*, Boden aus Glas, Seitenwände aus Zinkblech) aufgesetzt war. Durch die Wannen strömte fließendes Wasser, in das je Wanne 3 elektrische Birnen tauchten. Durch die dicke Wasserschicht und

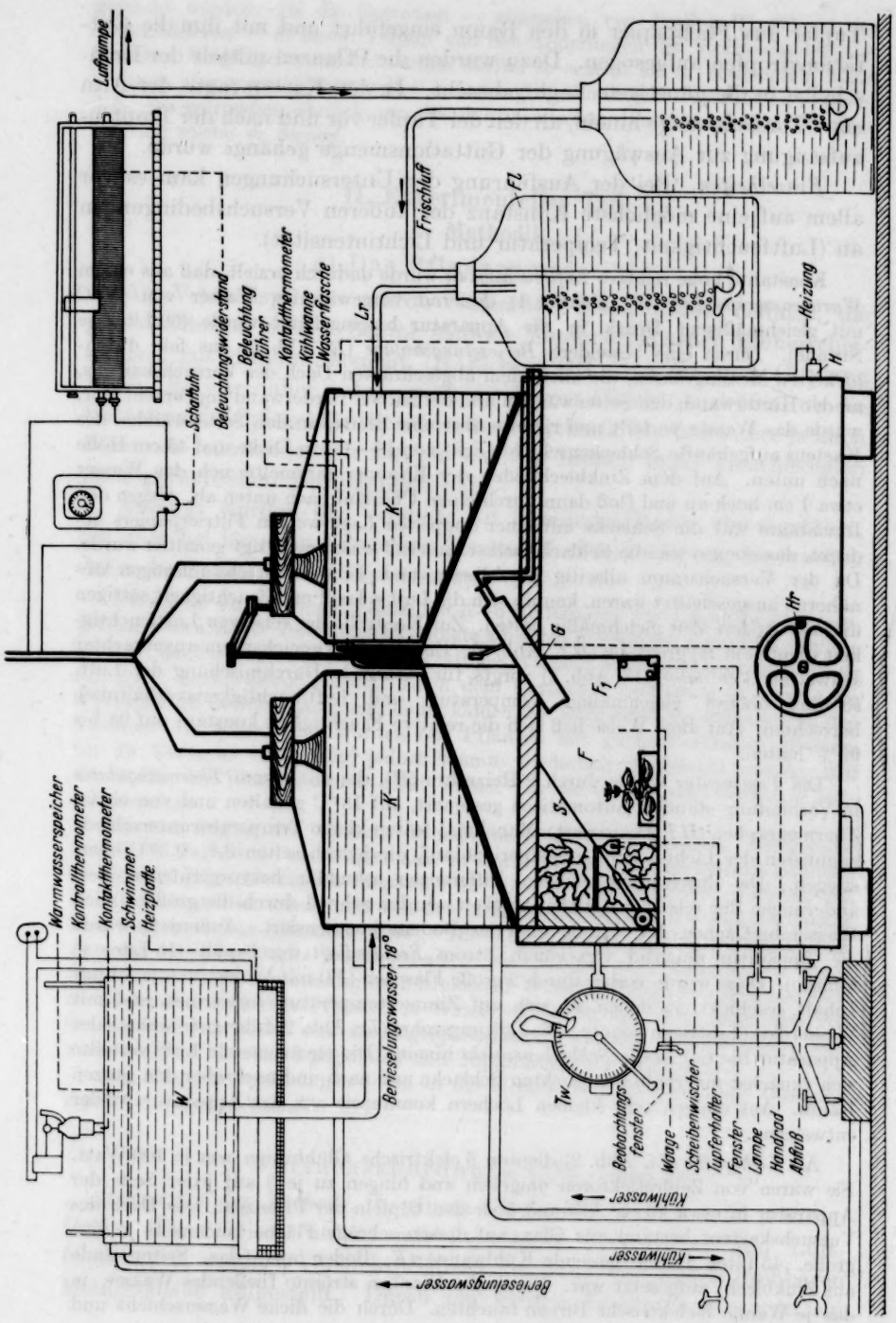

Abb. 1. Guttationsapparatur (Außenansicht).

den großen Abstand ging zwar relativ viel Licht verloren, doch betrug die Intensität in Höhe der Pflanzen noch etwa 2250 Lux. Während größere Schwankungen des städtischen Stromnetzes durch einen mit einem Amperemeter verbundenen

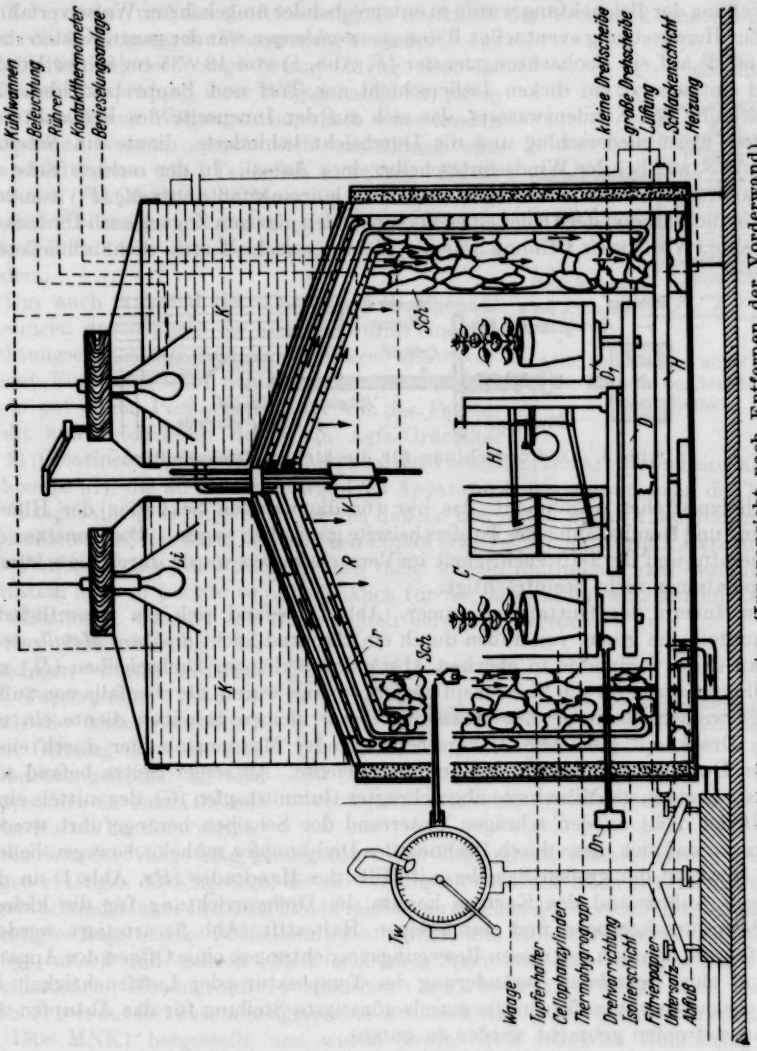

Abb. 2. Guttationsapparatur (Innenansicht nach Entfernen der Vorderwand).

Widerstand weitestgehend ausgeglichen wurden, konnten kleinere nicht ganz beseitigt werden. Um durch die Ein- und Ausschaltung des Lichtes keine plötzlichen Temperaturstörungen zu erzeugen, wurde die Beleuchtung durch einen Schiebewiderstand so langsam ein- und ausgeschaltet, daß sich dieser Vorgang jeweils über 15 min erstreckte. Bei der guten Wirkung der Kühlung und Berieselung trat dabei nur selten eine Veränderung der Temperatur von 0,1—0,3° C im Versuchskasten ein. Dabei wurde zu Beginn der Lichtabnahme die Temperatur des

Berieselungswassers vorübergehend etwas erhöht und gleichzeitig das Kühlwasser in den Wannen abgestellt. Dadurch wurde einerseits eine schnelle Senkung der Temperatur des Wassers in den beiden Kühlwannen verhindert und andererseits ein kleiner Ausgleich im Innenraum durchgeführt. Bei der allmählichen Wiederherstellung der Beleuchtung wurde in entsprechender umgekehrter Weise verfahren.

Zur Herabsetzung eventueller *Wärmeausstrahlungen* war der ganze Kasten ringsherum bis auf ein Beobachtungsfenster (*F*, Abb. 1) von 18 × 35 cm in der Vorderwand mit einer 2 cm dicken Isolierschicht aus Torf und Pappe bekleidet. Zur Beseitigung des Kondenswassers, das sich auf der Innenseite des Beobachtungsfensters meist niederschlug und die Durchsicht behinderte, diente ein *Scheibenwischer* (*S*, wie bei der Windschutzscheibe eines Autos). In der rechten Ecke des Beobachtungsfensters befand sich eine kleine holzeingefaßte *Öffnung* (F_1) von 2mal 3,5 cm, die während der Dauer eines Versuches den einzigen Zugang zum Innenraum darstellte. Vor dieser Öffnung war ein kleines verschiebbares, dicht schließendes

Abb. 3. Drehvorrichtung für die kleinen Drehscheiben.

Sperrholzplättchen angebracht, das nur für die wenigen Sekunden der Hineinführung und Herausnahme des Tupfers beiseite geschoben wurde. Die Konstanz der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit im Versuchskasten wurde durch diese kurzen Manipulationen nicht beeinträchtigt.

Im Innern der Guttationskammer (Abb. 2) befand sich als wesentlichster Bestandteil eine große, von außen durch ein Handrad leicht *drehbare Metallscheibe* (*D*), an deren Peripherie in gleichen Abständen 8 kleinere Drehscheiben (D_1) mit Metalluntersätzen für die Versuchspflanzen befestigt waren, die ebenfalls von außen bewegt werden konnten. Zur Bewegung dieser kleinen Scheiben diente ein mit einem Drehknopf (*Dr*, Abb. 3) versehener runder Messingstab, der durch einen kleinen Durchgang in den Innenraum hineinreichte. An seiner Spitze befand sich ein festsitzender, als Mitnehmer abgeschrägter Gummistopfen (*G*), der mittels einer Spiralfeder dicht an den schrägen Unterrand der Scheiben herangeführt werden konnte, so daß sich diese durch Drehung des Drehknopfes mühelos bewegen ließen. Beim Bewegen der großen Scheibe mit Hilfe des Handrades (*Hr*, Abb. 1) an der vorderen Außenwand des Kastens konnte die Drehvorrichtung für die kleinen Scheiben zurückgezogen und durch einen Haltestift (Abb. 3) arretiert werden. Die Pflanzen konnten mit diesen Bewegungsvorrichtungen ohne Öffnen der Apparatur und ohne irgendeine Veränderung der Temperatur oder Luftfeuchtigkeit im Versuchskasten von außen in die jeweils günstigste Stellung für das Abtupfen der Guttationstropfen gebracht werden (s. unten).

Um die wassergesättigten Oberflächen möglichst zu vergrößern, war die große Drehscheibe mit einer dicken Lage weißen Filtrierpapiers belegt, das durch herabtropfendes, jedoch nicht die Pflanzen treffendes Wasser dauernd feucht gehalten wurde. Außerdem wurden auf die Metalluntersätze für die Pflanzen, die auf den kleinen Drehscheiben angebracht und deren Böden mit Wasser bedeckt waren, 11 cm weite und bis zur halben Höhe der Pflanzen reichende mit einem Drahtgeflecht versteifte *Cellophanzylinder* (*C*, Abb. 4) befestigt. Diese waren innen mit feuchtem Filtrierpapier, das bis in das Wasser der Untersätze hineinreichte, ausgelegt.

Neben der Apparatur stand eine HARTMANN-BRAUNsche *Transpirationswaage* (*TW*), deren verlängerter Waagearm durch einen schmalen Spalt von 0,5 × 3,5 cm in den Innenraum hineinreichte. Der Spalt war meist verschlossen und wurde nur jeweils für die wenigen Sekunden während der Wägungen geöffnet. Die Konstanz der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit innerhalb der Versuchskammer wurde durch die Betätigung der Waage nicht verändert. Die Empfindlichkeit der Waage betrug 0,3 mg. Bei der täglichen Überprüfung ihrer Wägegenauigkeit, die in einer Anzahl von Wägungen innerhalb einer kurzen Zeitspanne bestand, ergab sich manchmal eine Gewichtsdifferenz von 1 Teilstrich = 0,3 mg. Da die Guttation von Messung zu Messung im allgemeinen 20—100 Teilstriche betrug, konnte diese Differenz noch im Rahmen der Fehlergrenze hingenommen werden.

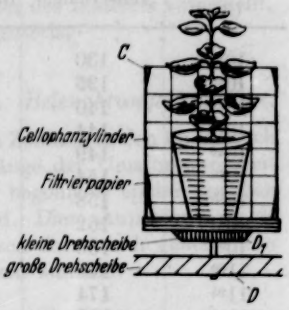

Abb. 4. Pflanze mit Cellophanzylinder auf der kleinen Drehscheibe.

Um auch während der Dunkelperioden genaue Messungen durchführen zu können, wurde eine Beleuchtungseinrichtung mit *dunkelgrünem Licht* verwendet. Ein beweglicher, lichtschwacher Scheinwerfer wurde auf einem POHLschen Stativ vor das Fenster gerollt und beleuchtete durch ein Agfa-Grünfilter Nr. 54 (Gelatinefolie) die oberen Blattpaare der Versuchspflanze, während eine kleine Stablampe (*G*), die an der Vorderwand der Apparatur befestigt war, so an das Ende des Waagebalkens herangeführt wurde, daß sie den unten noch zu besprechenden Tupferhalter und den darin befindlichen Tupfer erhellte (ebenfalls grün). Experimentelle Prüfung ergab, daß dunkelgrünes Licht keinen Einfluß auf den Verlauf der Guttation hat; so konnte es unbedenklich für die ohnehin nur sehr kurzen Zeiten der Messungen während der Dunkelzeiten verwendet werden.

Zur Durchführung der Messungen wurde zunächst der *Tupfergreifer* (Abb. 5) durch die kleine verschließbare Öffnung (F_1) in dem Beobachtungsfenster an den *Tupfer*, der in einem besonderen Halter an dem verlängerten Arm der Waage hing, herangeführt. Der Tupfergreifer bestand aus einer 55 cm langen kräftigen Messingröhre, die am verjüngten vorderen Ende mit einem Drahtbügel verbunden war. In diesen hinein reichte ein an einer gefederten Führungsstange befestigtes Bogenstück. Beide konnten mit Hilfe eines Stiftes, welcher der Führungsstange aufsaß und sich in einem schmalen Spalt vor dem hinteren Ende der geschlossenen Messingröhre verschieben ließ, bewegt werden. Der *Tupfer* (Abb. 5) war aus fest zusammengerolltem weißem Filtrierpapier (Schleicher & Schüll, Nr. 1508 MNK) hergestellt und wurde durch einen schmalen Gummiring zusammengehalten. Er war 3,2 cm lang und hatte einen oberen Durchmesser von 1 cm. Seine Oberfläche war etwas aufgerauht, und auf der einen Seite war er spitz zugeschliffen.

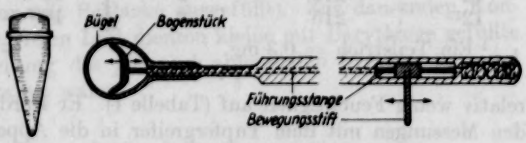

Abb. 5. Tupfer und Tupfergreifer.

Durch Hinwegführen des Tupfers mittels des Tupferhalters über die Guttationstropfen am Rande der Blätter war ein schnelles und quantitatives Aufsaugen selbst der kleinsten Guttationsmenge möglich; die aufgenommene Flüssigkeitsmenge wurde durch Wägung direkt vor und nach der Aufsaugung bestimmt. Aus der dampfgesättigten Luft der Versuchskammer nahm der Tupfer dagegen nur

Tabelle 1. *Gewichtszunahme eines neuen Tupfers im dampfgesättigten Raum während 2 Std.*

Zeit Uhr	Gewicht des Tupfers in Teilstrichen[1]	Gewichtszunahme je 5 min in Teilstrichen	Zeit Uhr	Gewicht des Tupfers in Teilstrichen[1]	Gewichtszunahme je 5 min in Teilstrichen
10^{15}	130		16^{05}	331	
10^{20}	135	5	16^{10}	337	6
10^{25}	140	5	16^{15}	341	4
10^{30}	144	4	16^{20}	346	5
10^{35}	149	5	16^{25}	351	5
10^{40}	154	5	16^{30}	355	4
10^{45}	158	4	16^{35}	359	4
10^{05}	162	4	16^{40}	364	5
10^{55}	166	4	16^{45}	368	4
11^{00}	170	4	16^{50}	371	3
11^{05}	174	4	16^{55}	374	3
11^{10}	177	3	17^{00}	377	3
11^{15}	180	3	17^{05}	380	3
11^{20}	183	3	17^{10}	383	3
11^{25}	187	4	17^{15}	387	4
11^{30}	190	3	17^{20}	390	3
11^{35}	193	3	17^{25}	393	3
11^{40}	196	3	17^{30}	396	3
11^{45}	199	3	17^{35}	399	3
11^{50}	202	3	17^{40}	402	3
11^{55}	205	3	17^{45}	405	3
12^{00}	208	3	17^{00}	408	3
12^{05}	211	3	17^{05}	411	3
12^{10}	213	2	18^{10}	414	3
12^{15}	215	2	18^{05}	416	2

[1] Ein Teilstrich = 0,3 mg.

relativ wenig Feuchtigkeit auf (Tabelle 1). Er wurde immer wenigstens 2 Std vor den Messungen mit dem Tupfergreifer in die Apparatur gebracht. Die Wasserdampfaufnahme war innerhalb dieser Zeit so gering (etwa 0,1—0,2 mg je Minute), daß die Gewichtszunahme aus dem Raum während der kurzen Zeit der Messung des Guttationswassers vernachlässigt werden konnte.

Durchführung einer Messung. Beim Versuch wurde der an der Waage hängende Tupfer zunächst unmittelbar vor seiner Benutzung gewogen, dann mit Hilfe des Tupfergreifers erfaßt und an die Blätter der Versuchspflanzen herangeführt, die an den Rändern die Guttationstropfen trugen. Durch Bewegen der kleinen Drehscheiben, auf denen die einzelnen Pflanzen standen, konnten die genau erkennbaren Wassertröpfchen durch Vorbeidrehen der Blattränder unter Anreiben an den Tupfer sicher entfernt werden. Je nach der Intensität der Guttation dauerte die Tropfenentnahme für eine Pflanze $^1/_2$—1 min. Nach dem Absaugen der Tropfen wurde der Tupfer dann sofort wieder gewogen und aus der Differenz die Guttationsmenge bestimmt. Bei schwacher bis mittelstarker Wasserabscheidung konnte derselbe Tupfer für 8 Einzelmessungen verwendet werden; bei starker Guttation reichte er nur für 3—4 Messungen aus. Die Messungen wurden alle 2 Std vorgenommen. Bei diesem zeitlichen Abstand konnte tatsächlich die ganze Guttation erfaßt werden, ohne daß in der Zwischenzeit ein Teil des guttierten Wassers abtropfte. Für die Guttationsbestimmung dienten mit einigen besonders erwähnten Ausnahmen jeweils die 3 oberen Blattpaare.

Die Versuche erstreckten sich meistens über 8—12 Tage und wurden gleichzeitig mit 8 Pflanzen durchgeführt, deren Guttation also Tag und Nacht alle 2 Std gemessen wurde. Manchmal zeigten einige Pflanzen nach Versuchsbeginn nur sehr schwache oder gar keine Guttation, so daß sie für die Messungen dann ausfielen.

Die Apparatur war in einem Dunkelzimmer im Keller des Instituts aufgestellt, wo die Außentemperatur nur geringen Schwankungen unterlag [1].

Umstimmung der Pflanzen auf einen anderen Beleuchtungsrhythmus.

Vor dem Versuch kamen die Pflanzen zunächst eine Zeitlang in den im Versuch jeweils verwendeten Licht-Dunkelwechsel. Da die Länge der Umstimmungszeit unbekannt war, wurde vorsichtshalber mit 3 Wochen begonnen; später erwiesen sich dann aber schon 2—3 Tage als völlig ausreichend. Diese Anpassung wurde meistens im Guttationsraum vollzogen, wo die Pflanzen dann auch gleich unter konstanten Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen standen.

Apparatur zur Erzeugung CO_2-freier Luft.

Einige Versuche wurden in kohlensäurefreier Atmosphäre durchgeführt. Dazu wurde Freilandluft durch eine mittels einer elektrischen Schüttelmaschine dauernd lebhaft bewegte große Flasche (5 Liter Inhalt) mit konzentrierter Kalilauge geschickt, wobei eine sehr innige, rasche und großflächige Berührung zwischen Lauge und Luft stattfand. Nach anschließendem Durchgang durch eine Wulffsche Flasche und 2 weitere große Waschflaschen, in denen allen sich abgekochtes destilliertes Wasser befand, betrug ihre relative Luftfeuchtigkeit dann 98—99%. Die Apparatur lieferte maximal 1200—1400 Liter CO_2-freie Luft je Stunde bei einem Fassungsvermögen des Versuchsraumes von 100—120 Liter (ein erheblicher Teil der Guttationskammer war mit Schlacke ausgefüllt). Zur dauernden Kontrolle der durchströmenden CO_2-freien Luft dienten kleine mit Barytlauge gefüllte Waschflaschen, die in die Leitung des zu- und ableitenden Stromes vor und hinter die Apparatur eingeschaltet waren.

B. Versuchsergebnisse.

a) Vorversuche unter natürlichen Licht- und Temperaturverhältnissen.

Um die Abhängigkeit der Guttation vom Wechsel der Außenfaktoren bis zu gewissem Grad zu prüfen, wurden einige Versuche gemacht, bei denen natürliches Tageslicht (Mai) verwendet wurde. Die relative Luftfeuchtigkeit in der Apparatur änderte sich dabei zwar nur um etwa 3%, die Temperatur ging aber von 24° C bei Tage auf nachts 9° herab. Der Gang der Guttation erwies sich dabei als unabhängig von dieser starken Temperaturveränderung. Auch in anderen Fällen hatten starke Schwankungen der Temperatur kaum Bedeutung für die Guttation, sofern keine nennenswerten sprunghaften Veränderungen des Sättigungsdefizits der Luft damit einhergingen. In der Versuchsapparatur jedenfalls sind bei Verwendung künstlichen Lichtes die Schwankungen der Außenfaktoren viel zu gering, als daß durch sie irgendein Gang in der Guttation entstehen könnte.

[1] Dort stand auch ein Feldbett, da bei den wochenlangen Messungen im Abstand von 2 Std das ganze Dasein des Experimentators in den Arbeitsraum verlegt werden mußte.

b) Hauptversuche.

Alle folgenden Untersuchungen wurden unter gleichmäßigen Versuchsbedingungen durchgeführt (etwa 2250 Lux, 18—19° C und 98 bis 99% relative Luftfeuchtigkeit).

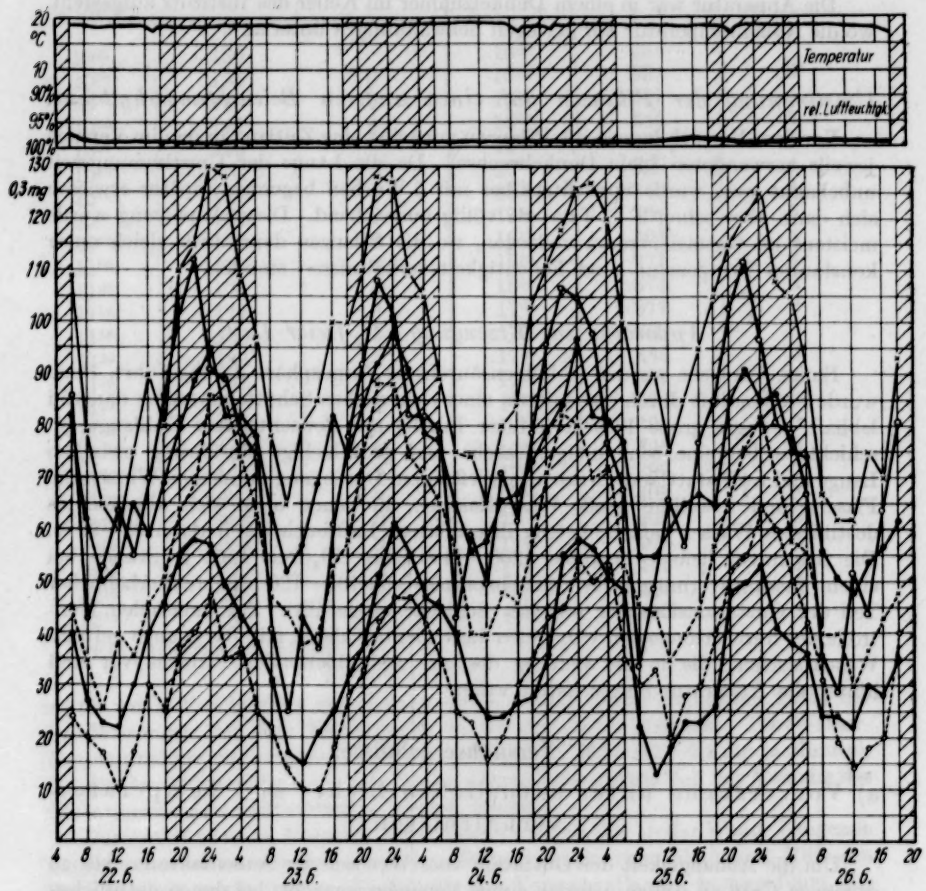

Abb. 6. Versuch Nr. 44 mit 6 Pflanzen vom 19.—26. 6. 47. Licht-Dunkelwechsel 12:12 Std. Abszisse: Versuchszeit; Ordinate: Gewicht der abgeschiedenen Tropfen. Einheit 0,3 mg, also 50 = 15 mg, 100 = 30 mg.

1. 12:12stündiger Licht-Dunkelwechsel[1].

Die Pflanzen hatten bisher im natürlichen Tag im Gewächshaus gestanden. Am 19. 6. kamen sie in die Apparatur und erhielten hier abwechselnd je 12 Std Licht von 6—18 Uhr und 12 Std Dunkelheit von 18—6 Uhr. Als nach 3 Tagen die Anpassung an die neue Rhythmik erfolgt war, wurde mit den Guttationsmessungen begonnen.

[1] Die Dunkelstunden sind immer unterstrichen.

Die Kurven in der Abb. 6 zeigen den tagesperiodischen Verlauf der Guttation von 6 verschiedenen Pflanzen. Während die Intensität der Wasserabscheidung individuell sehr unterschiedlich war (die Pflanze mit der geringsten Guttation gab bei Versuchsbeginn nur 7,2 mg Wasser in 2 Std ab, die mit der stärksten dagegen 32,7 mg!), zeigte der zeitliche Gang der Tropfenabscheidung weitgehende Übereinstimmung. Die stärkste Guttation lag eindeutig in den Dunkel- und die schwächste in den Lichtperioden. Die Lagen der Maxima und Minima weisen zwar bei den einzelnen Pflanzen Differenzen auf; jedoch stimmten sie darin überein, daß die Maxima nicht vor der 4. und nur selten erst nach der 6. Dunkelstunde erreicht wurden. Die Abnahme der Guttation erfolgte dann immer bis in die Lichtperiode hinein. Hier lagen die Minima zwar auch zu verschiedenen Zeiten, doch wurden sie nicht vor der 2. und kaum nach der 6. Lichtstunde erreicht; dann begann wieder der Anstieg der Wasserabscheidung. Der Guttationsverlauf zeigte also trotz dieser Variationsbreite von 2—4 Std in der Lage der Maxima und Minima eine deutliche Tagesperiodizität. Aus der Kurve der Mittelwerte (Abb. 7) geht klar hervor, daß bei einem Beleuchtungsrhythmus von 12:12 Std die Höhepunkte der Guttation 6 Std nach Beginn der Dunkelheit liegen und die geringste Wasserabscheidung um die Mittagszeit erfolgt, d. h. 6 Std nach Beleuchtungsbeginn. Bei mehrfacher Wiederholung dieses Versuches mit 12:12stündigem Beleuchtungswechsel zeigten sich gleiche Ergebnisse.

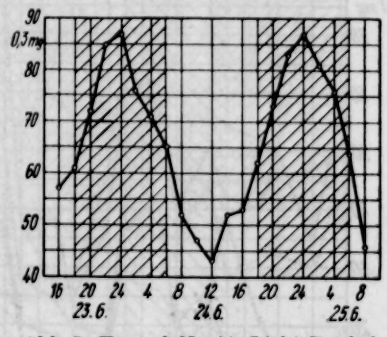

Abb. 7. Versuch Nr. 44. Licht-Dunkelwechsel 12:12 Std. Mittelwerte vom 23. 6. bis 25. 6.

2. Verschiebung des 12:12stündigen Licht-Dunkelwechsels um 12 Stunden.

Die Versuchspflanzen kamen am 6. 8. um 6 Uhr aus den normalen Tageslichtverhältnissen des Gewächshauses in die Apparatur und erhielten bis zum Messungsbeginn (8. 8., 18 Uhr) einen zeitlich annähernd entsprechenden 12:12stündigen Beleuchtungswechsel. Im Anschluß an die Lichtperiode um 18 Uhr wurde dann statt der Dunkelheit eine 12stündige Beleuchtung gegeben; dann folgten wieder Wechsel von 12 Std Licht: 12 Std Dunkelheit, aber die Belichtung fiel nun in die Uhrzeit, in der die Pflanzen vorher im Dunkeln waren und umgekehrt.

Die Kurven in der Abb. 8 zeigen den Guttationsverlauf während des Übergangs bis zur Eingewöhnung an den neuen Beleuchtungsrhythmus.

Während im Normalfall nach der um 18 Uhr einsetzenden Dunkelheit die Kurven ansteigen (Abb. 6), war in der ab 18 Uhr verlängerten Lichtperiode nur ein sehr schwacher und äußerst unregelmäßiger Anstieg vorhanden, der sich in der Dunkelperiode zunächst ebensowenig ausgeprägt fortsetzte. Im Gegensatz zu dem normalen Verhalten der Guttation in der Dunkelheit sank dann die Wasserabscheidung und erreichte etwa 6 Std nach Beginn der Verdunkelung, also ungefähr um 12 Uhr, einen Minimalwert. In den Normalkurven lag mittags um 12 Uhr ebenfalls ein Minimum der Guttation (allerdings im Licht!), hier scheint sich also noch ein Rest von dem vorhergehenden Rhythmus durchzusetzen. Außer diesen Nachschwingungen war der Gesamtverlauf recht regellos: Einige Pflanzen steigerten ihre Guttation gegen das Ende der Dunkelzeit, andere änderten sie nicht oder verringerten sie wenig. Mit dem Beginn der neuen Lichtperiode um 18 Uhr am 9. 8. setzte dann allgemein eine Verminderung der Wasserabscheidung ein, die in der für die Hellperiode üblichen Weise nach (2)—6 Std ihr Minimum erreichte, um dann wieder anzusteigen. Auch in der anschließenden Dunkelzeit war die Anpassung an den neuen Beleuchtungsrhythmus annähernd vollzogen.

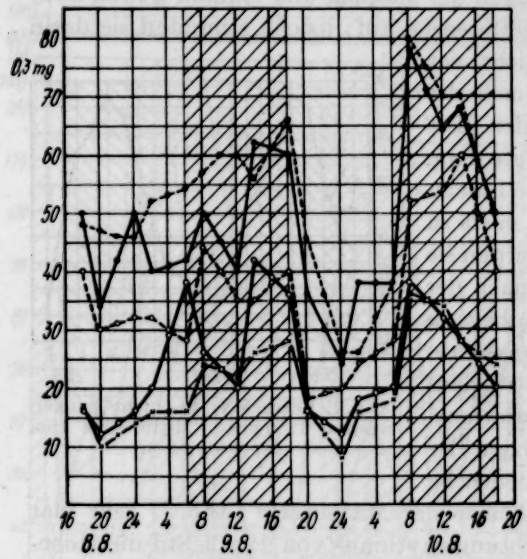

Abb. 8. Versuch Nr. 26 vom 8.—10. 8. 46. Verschiebung des 12:12stündigen-Licht Dunkelwechsels um 12 Std.

Der tagesperiodische Verlauf der Guttation ist also nicht sehr fest in der Pflanze fixiert, sondern kann leicht durch einen Beleuchtungswechsel verändert werden. Er wird also entscheidend durch den Lichtwechsel bestimmt, jedoch deutet das Verhalten in der Übergangszeit darauf hin, daß hier nicht nur rein lichtbedingte Prozesse beteiligt sein dürften, sondern auch noch Vorgänge, die sich erst nach einer gewissen Zeit dem neuen Beleuchtungsrhythmus angleichen können. Außerdem ist gerade aus diesen Übergangserscheinungen zu sehen, daß Änderungen irgendwelcher unkontrollierbaren Versuchsbedingungen, vor allem solcher der relativen Luftfeuchtigkeit beim Beleuchtungswechsel, für die Entstehung der Tagesperiodizität keinesfalls maßgebend sind.

3. Dauerdunkel nach einem 12:12stündigen Licht-Dunkelwechsel.

Abb. 9 zeigt den Guttationsverlauf in Dauerdunkelheit im Anschluß an 3tägigen 12:12stündigen Licht-Dunkelwechsel. Die Dauerdunkelzeit

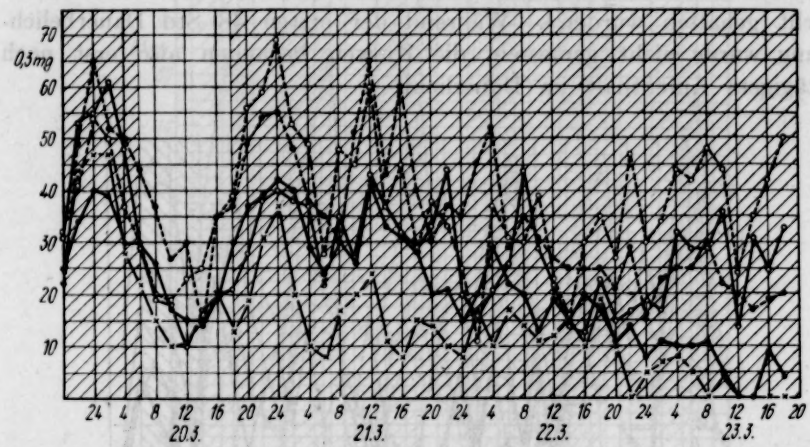

Abb. 9. Versuch Nr. 38 vom 16.—23. 3. 47. Dauerdunkel nach 12:12stündigem Licht-Dunkelwechsel.

begann am 20. 3. um 18 Uhr. In den ersten 12 Std (Abb. 9) nach dem Verdunkelungsbeginn verlief die Guttation wie in jeder Nacht (Maximum um 24 Uhr). Als dann um 6 Uhr der gewohnte Lichtreiz nicht einsetzte, sank die Wasserabscheidung nicht weiter, sondern stieg wieder an und erreichte nach abermals 6 Std ein Maximum. Nach dem anschließenden Abfall verloren sich die Nachschwingungen der Tagesperiodizität mehr und mehr und gingen in unregelmäßige Oszillationen über, deren Amplituden unterschiedlich groß waren und deren Maxima meist 4 bis 8 Std auseinander lagen. Früher oder später verringerte sich bei den einzelnen Pflanzen dann die Intensität der Wasserabscheidung im Dauerdunkel mehr und mehr und kam schließlich zum Stillstand. Besonders deutlich wird aus der Mittelwertskurve in Abb. 10, daß nur während kurzer Zeit (3mal) noch eine Schwingung von 6stündiger Dauer vorlag, worauf ganz unregelmäßige kurze Auf- und Abbewegungen einsetzten.

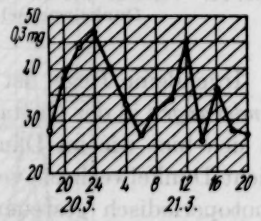

Abb. 10. Versuch Nr. 38. Nachschwingungen des 12:12stündigen Licht-Dunkelwechsels im Dauerdunkel. Mittelwerte.

4. Dauerlicht nach einem 16:8stündigen Licht-Dunkelwechsel.

In gleicher Weise wie im Dauerdunkel ging auch im Dauerlicht die tagesperiodische Guttation in ein unregelmäßiges „Pulsieren" über,

dessen Maxima wieder etwa 4—8 Std auseinander lagen. Die Abb. 11 zeigt einen Ausschnitt aus dem Guttationsverlauf eines Versuches, dessen Pflanzen erst 8 Tage lang in einem Beleuchtungsrhythmus von 16:8 Std gestanden hatten und anschließend in Dauerlicht gehalten wurden[1]. Während der ersten 48 Std Dauerbelichtung wurde nicht gemessen, die Kurven begannen also erst nach 2tägigem Aufenthalt im Dauerlicht.

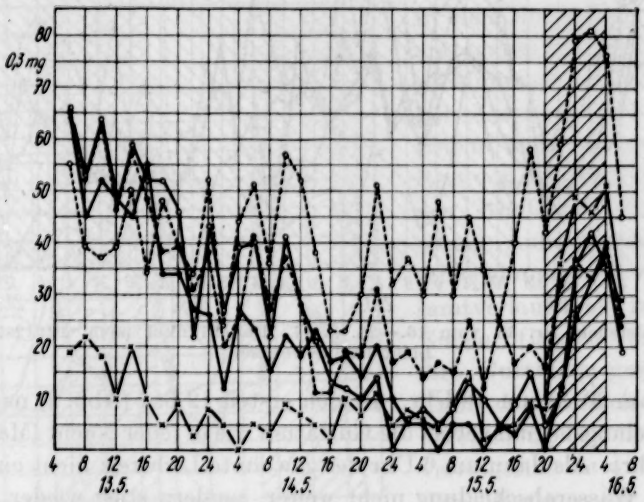

Abb. 11. Versuch Nr. 40 vom 5.—16. 5. 47. Dauerlicht nach 16:8stündigem Licht-Dunkelwechsel. Am 15. 5. um 20 Uhr 8 Std verdunkelt.

Irgendeine Regel ist in den *kurzen, unregelmäßigen* und *schwachen Änderungen* in der Guttationsgröße nicht zu erkennen. Offenbar handelt es sich hier wie im Dauerdunkel um Oszillationen, die wohl auch im Licht-Dunkelwechsel vorhanden sein dürften, dort aber durch die photoperiodisch gesteuerten großen Schwingungen überdeckt werden.

Wurde den Pflanzen *nach Dauerbeleuchtung eine Dunkelperiode geboten*, so *stieg* die Guttation *gleich wieder an* und erreichte nach 6 bis 8 Std ihr Maximum, um dann wieder abzusinken (Abb. 11, rechts). Ein einziger Beleuchtungswechsel genügte also nach dem langen Dauerlicht, um den alten Rhythmus wieder hervorzurufen. Damit ist erwiesen, *daß die tagesperiodische Guttation zweifellos in erster Linie durch den Licht-Dunkelwechsel erzeugt wird.* Wurde keine Dunkelzeit wieder eingeschaltet, nahm die Guttation bei kontinuierlicher Beleuchtung nach und nach immer mehr ab und kam schließlich zum Stillstand.

[1] Über die Guttation während des 16:8stündigen Wechsels wird unten noch berichtet werden.

5. Licht-Dunkelwechsel 6:6 Stunden, 8:8 Stunden, 10:10 Stunden.

Der Befund, daß die Maxima bei einem normalen Licht-Dunkelwechsel von 12:12 Std immer in die 4.—6. Dunkelstunde fallen, läßt

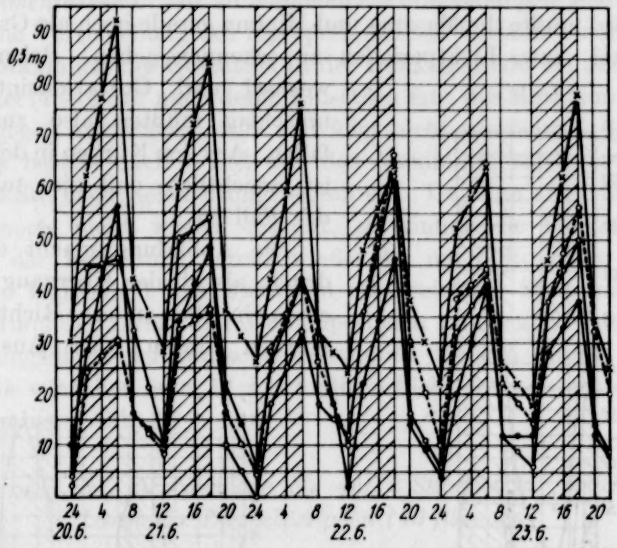

Abb. 12. Versuch Nr. 23 vom 17.—29. 6. 46. Licht-Dunkelwechsel 6:6 Std.

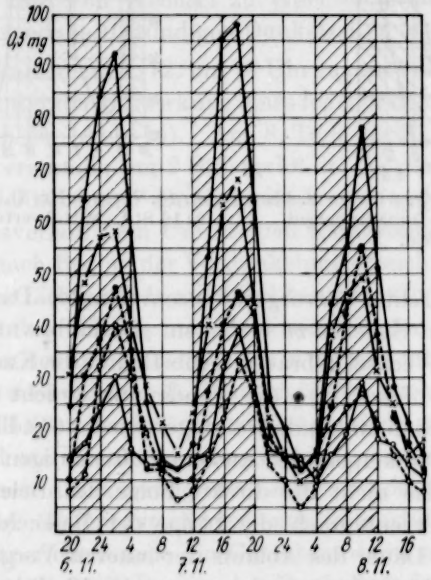

Abb. 13. Versuch Nr. 30a vom 4.—10. 11. 46. Licht-Dunkelwechsel 8:8 Std.

vermuten, daß sich um diese Zeit irgendein physiologischer Vorgang vollzieht, der für den Tagesrhythmus ebenso entscheidend ist wie die

Zeit zwischen der 2. und 6. Lichtstunde, in der immer die Minima der Guttation zu liegen pflegen. Ein Beleuchtungswechsel, der diese kritischen Stunden gerade noch umfaßt, müßte den periodischen Wechsel der Guttation in kürzester Form zeigen, d. h. ein Licht-Dunkelrhythmus von 6:6 Std müßte die Maxima und Minima gerade noch als Grenzwerte der Dunkel- bzw. Lichtperioden zu erkennen geben. Beleuchtungswechsel und Guttationsintensitätsumschlag müßten also zusammenfallen. Aus den Kurven in der Abb. 12 ist ersichtlich, daß dies tatsächlich der Fall ist.

Die Abbildung macht den Eindruck, als ob der Übergang von der einen in die andere Richtung der Kurven durch das Aus- bzw.

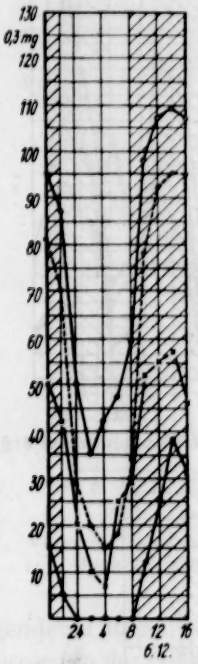

Abb. 14. Versuch Nr. 31 vom 3. bis 12. 12. 46. Licht-Dunkelwechsel 10:10 Std.

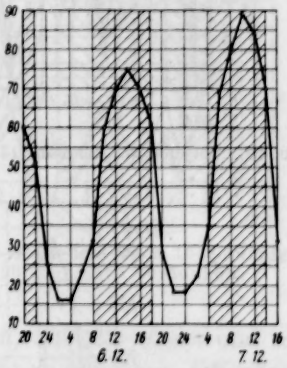

Abb. 15. Versuch Nr. 31. Licht-Dunkelwechsel 10:10 Std. Mittelwerte vom 5.—7. 12. 46.

Einschalten des Lichtes hervorgerufen sein könnte. Dann wäre bei etwas längeren Perioden Gleiches zu erwarten. Deshalb wurden die Pflanzen in 8:8stündigen Wechsel gebracht. Abb. 13 gibt die Kurven eines solchen Versuchs wieder. Jetzt fielen die Wendepunkte nicht mit dem Beleuchtungswechsel zusammen, sondern sie lagen wieder 6 Std hinter dem Beginn jeder Hell- oder Dunkelperiode. Auch im 6:6stündigen Wechsel kann der Kurvenverlauf also nicht die direkte Folge des Beleuchtungswechsels sein, sondern hier entsprach die Länge der Beleuchtungsperioden im Mittel genau der Dauer des Ablaufs der inneren Vorgänge.

Bei einem Beleuchtungsrhythmus von 10:10 Std wurde der Guttationsverlauf dann dem eines 12:12stündigen Zyklus noch ähnlicher (Abb. 14). Die Maxima lagen nun in der 4.—6. Dunkelstunde (der

Mittelwert, Abb. 15 lag in der 6. Std) und die Minima im Licht wurden vielfach schon nach der 2.—4. Std erreicht (Mittelwerte jedoch erst in der 6. Std, Abb. 15).

Zusammenfassung. Mit zunehmenden Periodenlängen geht also eine allmähliche Verschiebung des tagesperiodischen Verlaufs einher. Dabei tritt das Maximum der Guttation in der Dunkelperiode bei allen Rhythmen immer (4)—6 Std nach deren Einsetzen ein; das Minimum im Licht wird hingegen hinausgeschoben und folgt nicht wie beim 6:6 Stundenrhythmus bereits nach 6 Std auf das Maximum, sondern tritt erst (2)—4—6 Std nach Beleuchtungsbeginn ein. Da dann aber die Dunkelperiode noch nicht wieder beginnt, so nimmt die Guttation noch während der Belichtung bereits wieder zu, um 6 Std nach dem Einsetzen der Dunkelheit das Maximum zu erreichen. So kommt es mit Verlängerung der Licht- und Dunkelperioden zu einer Erweiterung der Schwingungsdauer der Guttationsrhythmik, die sich immer mehr der nähert, die wir schon beim 12:12stündigen Licht-Dunkelwechsel kennengelernt haben (Abb. 6).

6. Verkürzung der Lichtperioden bis auf 2 Stunden bei gleichbleibender Länge der Dunkelperioden (10 Stunden).

Abb. 16 stellt die Kurven eines Versuches dar, dessen Lichtperiode, beginnend mit 8 Std, von Wechsel zu Wechsel jeweils um 2 Std verkürzt wurde, während die 10stündigen Dunkelzeiten unverändert blieben.

Die Pflanzen kamen am 1. 12. um 18 Uhr in den Versuch und standen zunächst 7 Tage unter der Einwirkung eines regelmäßigen 10:10stündigen Beleuchtungswechsels (Abb. 14). Am 8. Tage (8. 12.) wurde die Belichtungsperiode erstmalig um 2 Std verkürzt. In der an die 8stündige Beleuchtung anschließenden Dunkelperiode war gegenüber dem normalen Guttationsverlauf kein Unterschied festzustellen: Das Maximum wurde 4—6 Std nach Beginn der Verdunkelung erreicht. Erst die weitere Verminderung der Lichtperiode auf 6 Std bewirkte eine Verschiebung des Maximums um 2 Std. Es lag nun nicht mehr in der 6., sondern in der 8. Std nach Beginn der Dunkelheit. Auch in der nun folgenden 4stündigen Lichtzeit lag es wieder nicht 6, sondern 8 Std nach dem Beginn der Dunkelperiode. Hinter der 2stündigen Lichtperiode wurde es sogar zum Teil in die 10. Std nach Dunkelheitsbeginn hinausgeschoben. Bemerkenswert ist, daß durch die Kürzung der Lichtzeit von 10 auf 4 Std keine Verminderung der Gesamtguttationsmenge festzustellen war; nach der 2stündigen Lichtperiode wurde die Guttation dann aber etwas schwächer, der Anstieg ging mit Beginn der Dunkelheit langsamer vor sich. Das Minimum der Guttation wurde mit zunehmender Verkürzung der Lichtperiode immer früher eingenommen und trat immer unabhängig

von der seit dem nächtlichen Maximum verstrichenen Zeit bei Einschaltung der Dunkelheit ein. Die Periodizität der Guttation hat sich also als weitgehend abhängig von der Dauer der Hell- und Dunkelperioden erwiesen, scheint aber bei starker Verkürzung der Hellzeiten langsam abzuklingen.

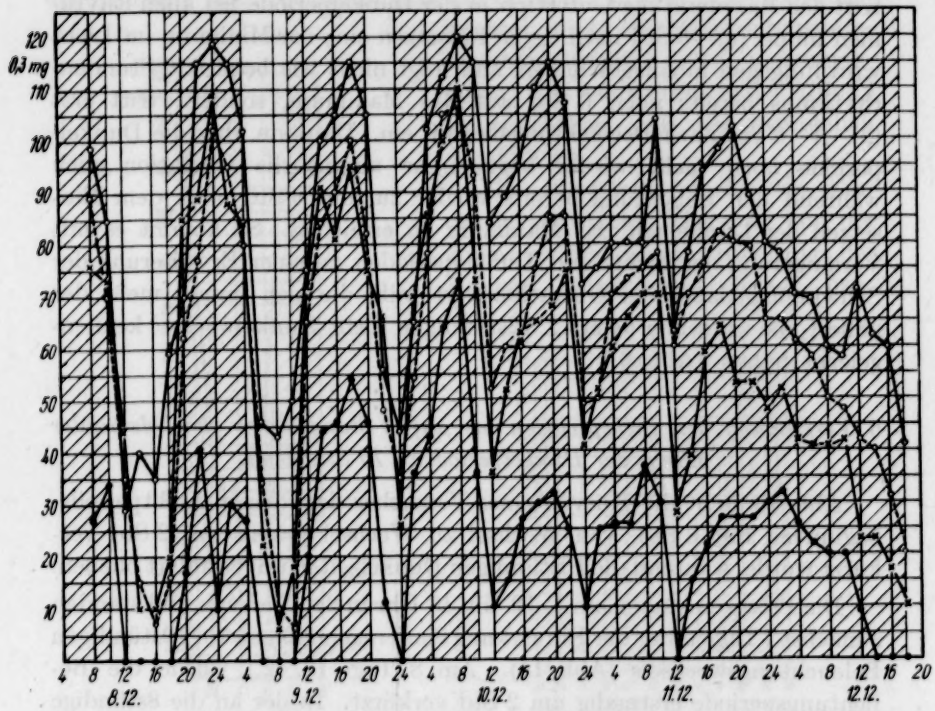

Abb. 16. Versuch Nr. 31 vom 3.—12. 12. 46. Von Belichtung zu Belichtung zunehmende Verkürzung der Lichtperioden bis auf 2 Std bei gleichbleibender Länge der Dunkelperioden (10 Std).

Bei der Fortführung des Versuchs wurde nach der dritten 2stündigen Belichtung Dauerdunkel gegeben. Anfangs stieg die Guttation wie nach den vorhergehenden kurzen Lichtzeiten an; die weitere Guttation nahm dann infolge des hemmenden Einflusses der Dunkelheit unter leichten Oszillationen ab. Dabei kam ein 2. Wiederanstieg wie im Absatz b3 nicht mehr zustande, was wohl seine Ursache darin hat, daß die Pflanzen hier nicht aus 12:12stündigem Rhythmus kamen, sondern sich vor der Dauerverdunkelung in dauernd abnehmender Zykluslänge befunden hatten.

7. Licht-Dunkelwechsel 2:22 Stunden.

Aus dem vorhergehenden Versuch war infolge der täglich zunehmenden Verkürzung der Belichtungszeit kein wirklich klares Bild über den

Einfluß einer kurzen Lichtperiode auf den Gesamtverlauf der Guttation bei langer Dunkelperiode zu gewinnen. Deshalb wurden im Versuch 45 die Pflanzen ständig in einem Beleuchtungsrhythmus von 2 Std Licht und 22 Std Dunkelheit gehalten. Nach 3tägiger Einwirkung dieses Wechsels wurde mit den Messungen begonnen.

Die Kurven (Abb. 17) zeigen, daß die Guttation am 5., 6. und 7. 7. in den Lichtperioden regelmäßig absank. Mit dem Beginn der Dunkel-

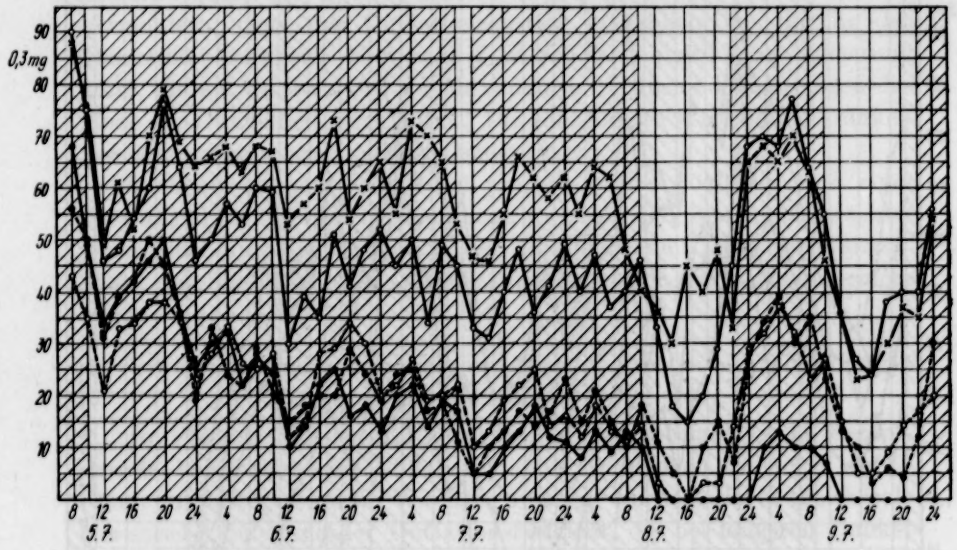

Abb. 17. Versuch Nr. 45 vom 1.—10. 7. 47. Licht-Dunkelwechsel 2:22 Std.

heit folgte dann ein mehr oder weniger starker Anstieg mit einem Maximum nach der 6.—8. Std. Anschließend verminderte sich die Wasserabscheidung, und der weitere Verlauf ging dann mit ungleichmäßigen Oszillationen vor sich, wie sie auch sonst bei Fehlen des steuernden Wechsels längerer Licht- und Dunkelperioden, also z. B. im Dauerdunkel und bei kontinuierlicher Beleuchtung beobachtet worden sind. Wie im vorhergehenden Versuch war auch hier nach den kurzen Lichtperioden die Zunahme der Guttation zum Teil nicht sonderlich stark; gegen Ende des Versuchs (7. 7.) ging sogar die abfallende Tendenz, die durch den Lichtbeginn eingeleitet worden war, bis 2 Std in die Dunkelperiode hinein; dann folgte anschließend jedoch immer noch nach 4 bis 8 Std ein geringes Maximum, das besonders deshalb in den Kurven wenig zum Ausdruck kommt, weil der anschließende Abfall sehr wenig steil und durch dauernde kleine Wiederanstiege unterbrochen war.

Der Versuch zeigt, daß eine 2stündige Belichtung noch ausreicht, um in der anschließenden Dunkelzeit nach etwa 6 Std noch ein kleines

Maximum auszulösen. Eine volle 12stündige Dunkelschwingung mit einem späteren ausgeprägten Minimum wurde bei diesen kurzen Belichtungen aber kaum noch erreicht. Der Versuch wurde während 6 Tagen durchgeführt, die alle das gleiche Resultat ergaben, dann wurde die Lichtlänge auf 12 Std erhöht (8. 7.). Nach einem kurzen Übergang stellte sich der normale tagesperiodische Guttationsverlauf wieder ein.

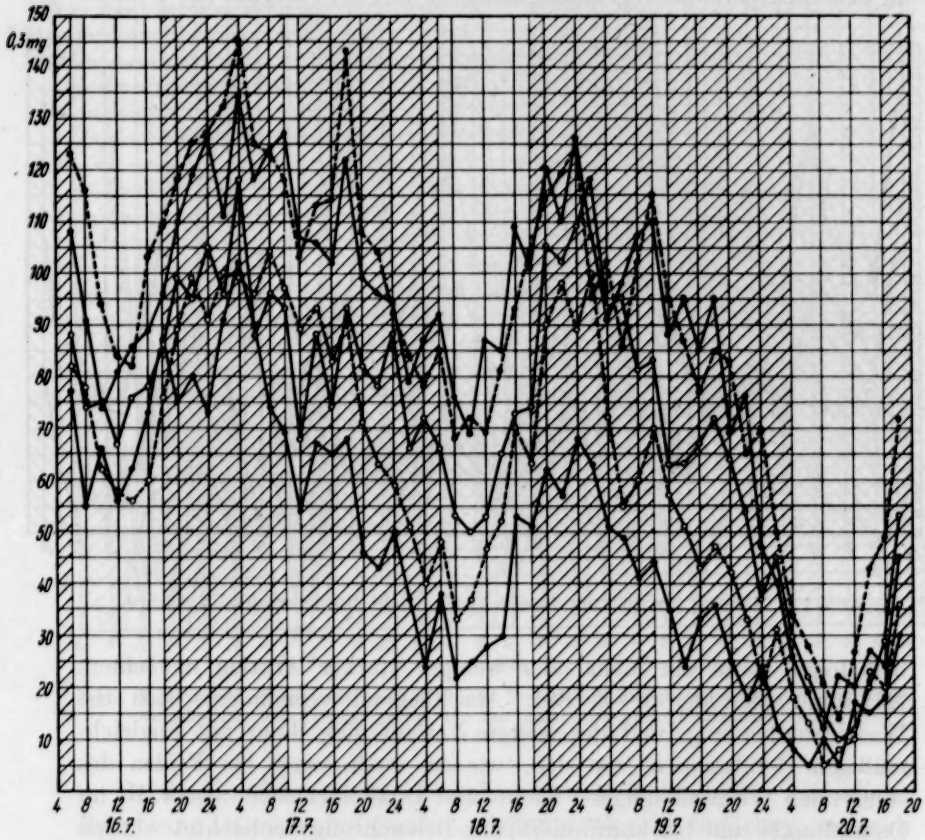

Abb. 18. Versuch Nr. 46 vom 14.—20. 7. 47. Wechselrhythmus 12:16 und 2:16 Std.

8. Licht-Dunkelwechsel 12:16 Stunden und 2:16 Stunden.

Als Ergänzung zu dem vorhergehenden Versuch wurde noch ein kombinierter Beleuchtungsrhythmus gewählt. Zwischen langen Dunkelperioden von 16 Std wechselten jeweils eine kurze 2stündige und eine längere 12stündige Belichtung miteinander ab. Die Messungen begannen, als die Versuchspflanzen 4 Tage lang unter dem Einfluß dieses Beleuchtungswechsels gestanden hatten. Aus den Kurven in Abb. 18 ist zu ersehen, daß in der 12stündigen Lichtperiode das Minimum der Wasserabscheidung schon nach 2—6 Std erreicht wurde; dann

erfolgte meist ein schneller Anstieg, der sich durch die ganze Lichtperiode und weiter 6—8 Std in die Dunkelheit hinein erstreckte. Nach Überschreiten des Maximums verringerte sich die Guttation, stieg aber vielfach noch in der Dunkelzeit nach etwa 6 Std wieder etwas an. Während nach der ersten 2stündigen Beleuchtungszeit (17. 7.) in der anschließenden Dunkelperiode ein deutlicher Anstieg mit einem Maximum um die 6. Std erfolgte, war das Reaktionsvermögen der Pflanzen nach der zweiten kurzen Lichtperiode (19. 7.) anscheinend vermindert; denn der Guttationsanstieg unterblieb bei Beginn der Dunkelheit teilweise. Erst nach 2—4 Std fand eine kleine Steigerung statt, die nach etwa 6 Std ihr Maximum erreichte und dann gegen das Ende der Dunkelheit stark abfiel. Die Einzelwerte während der Dunkelperioden zeigten relativ große Oszillationen.

Auch aus diesem Versuch ist also zu ersehen, daß der Reiz einer 2stündigen Lichtperiode wohl anfangs noch ausreicht, um in geschwächter Form den normalen Ablauf in der anschließenden Dunkelzeit auszulösen, daß diese Reaktion aber mit zunehmender Versuchsdauer geringer wird.

9. Verkürzung der Dunkelperiode auf 4 bzw. 2 Stunden bei gleichbleibender Länge der Lichtperioden (12 Stunden).

In Versuch 50, der mit dem Licht-Dunkelwechsel 12:12 begann, wurde bei 12stündiger Lichtperiode die Dunkelheit zunächst auf 4, dann auf 2 Std verkürzt. Wie Abb. 19 zeigt, wurde dadurch die charakteristische Zunahme der Guttationstätigkeit, die bei längeren Dunkelperioden bis zur 6. Dunkelstunde dauert, vorzeitig abgebrochen: mit Einschalten des Lichtes ging die Wasserabscheidung sofort zurück. Diese Guttationssenkung hielt nun aber nicht nur bis zur 6. Hellstunde (vgl. Abb. 6 und 7), sondern länger an. Nach 4stündiger Dunkelheit schwankte die Lage des Minimums bei den einzelnen Pflanzen zwischen 6 und 8 Std nach Lichtbeginn, bei der 2stündigen Dunkelperiode wurde es in einzelnen Fällen sogar bis zur 10. Std hinausgeschoben. Es traten auch, besonders nach der zweiten nur 2stündigen Verdunkelung ziemlich starke Unregelmäßigkeiten auf; so unterblieb bei 2 Pflanzen nach der Lichteinschaltung die Verminderung der Tropfenabscheidung zunächst gänzlich und setzte erst später ein und dergleichen mehr.

Jedenfalls ist deutlich, daß eine 2stündige Dunkelperiode nicht ausreicht, um eine normale Reaktionsfolge auszulösen. Es sind wenigstens 6 Std Dunkelheit für den Ablauf der im Guttationsmaximum gipfelnden „Dunkelreaktion" notwendig. Schon bei Abkürzung der Dunkelperiode auf 4 Std schlägt die Reaktion vorzeitig um. Schließlich verschwindet die eigentliche Tagesrhythmik mehr und mehr und macht einem unregelmäßigen Oszillieren Platz.

10. Licht-Dunkelwechsel 12:8 Stunden.

Jahreszeitliche Einflüsse. Bevor zur Besprechung der folgenden Versuche übergegangen wird, muß hier zunächst noch etwas vorausgeschickt werden über den Einfluß der Jahreszeit auf die Guttation, da dieser sich bei den folgenden Versuchen besonders stark auswirkte. Schon in den Vorversuchen während der Wintermonate 1945/46 hatte sich gezeigt, daß die Guttation in diesen Monaten nur schwach war, zum Teil völlig ruhte. Der Winter 1946/47 brachte eine Bestätigung dieser jahreszeitlichen Guttationsverminderung. Erst mit dem Wachstumsbeginn,

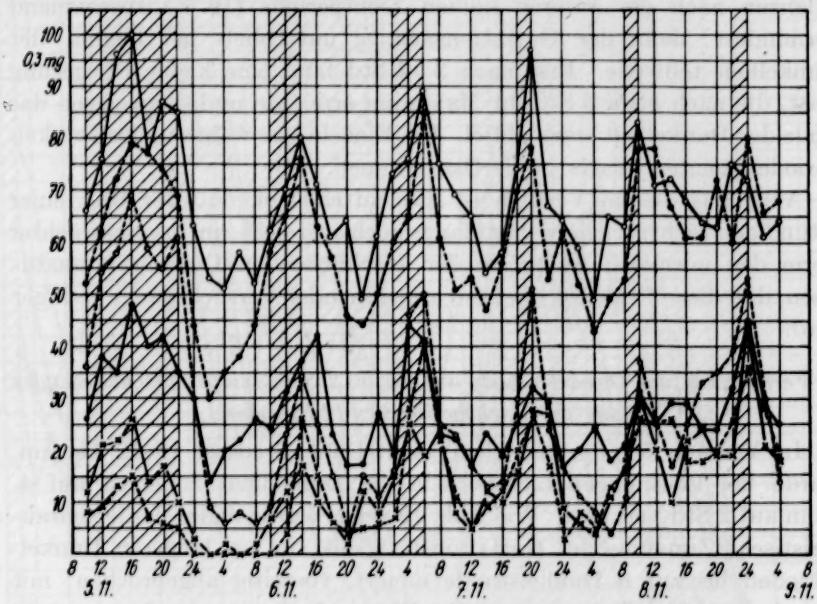

Abb. 19. Versuch Nr. 50 vom 3.—9. 11. 47. Verkürzung der Dunkelperiode auf 4 bzw. 2 Std bei gleichbleibender Länge der Lichtperiode (12 Std).

der auch im Gewächshaus bei der lang anhaltenden Außenkälte dieses Jahres und den durch Kohlenmangel bedingten ungünstigen Heizverhältnissen relativ spät erfolgte, setzte die Guttation wieder ein und steigerte sich während der Frühjahrsmonate. Im Sommer und Herbst trat dann eine langsame Verminderung der Wasserabscheidung ein (vgl. VOLKENS 1883, SCHMIDT 1930). Das Maximum der Guttationstätigkeit lag eindeutig in den Frühjahrsmonaten, in denen bekanntlich auch der Wurzeldruck seine höchsten Werte des Jahres erreicht (WIELER 1893 u. a.).

Die folgenden 5 Versuche gehören einer Serie an, die fast pausenlos von Ende April bis Mitte Juni durchgeführt worden ist. Die beiden ersten Versuche erhielten einen Beleuchtungsrhythmus von 12:8 und 16:8 Std und lagen anscheinend in der günstigsten Jahreszeit. Die Pflanzen zeigten teilweise eine derartig starke Guttation, daß zum Unterschied von allen übrigen Versuchen nur die oberen 2 Blattpaare für die Entnahme der Tropfen verwendet wurden.

Mit dieser starken Guttationstätigkeit waren allerdings einige Abweichungen vom gewohnten tagesperiodischen Lauf verbunden, doch

lagen die Maxima eindeutig immer in den Dunkel- und die Minima in den Lichtperioden.

Die Kurven in Abb. 20 des Guttationsverlaufs bei 12 Std Licht und 8 Std Dunkelheit zeigen neben manchen Unregelmäßigkeiten der Wasserabscheidung stärkere individuelle Schwankungen, als es in früheren Versuchen zu beobachten war. Während die Maximalwerte in der Dunkelperiode durchweg zwischen der 4. und 8. Std lagen, wurden die Minima teilweise schon nach der 2. Std, zum Teil erst nach der 8. Std der Beleuchtung erreicht. Der Anstieg der Guttation erfolgte vielfach unter starken Oszillationen.

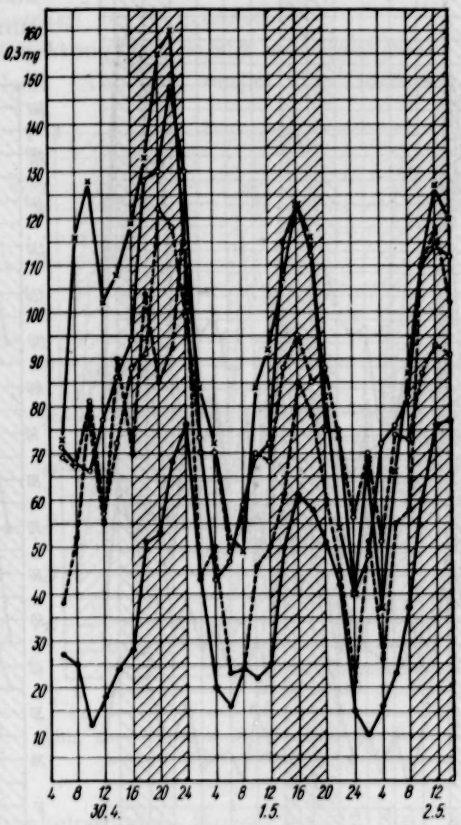

Abb. 20. Versuch Nr. 39 vom 28. 4.—3. 5. 47. Licht-Dunkelwechsel 12:8 Std.

11. Licht-Dunkelwechsel 16:8 Stunden.

Ebenfalls starke jahreszeitlich bedingte Steigerung der Guttation (bis etwa 60 mg in 2 Std) mit erheblichen Unregelmäßigkeiten herrschte in Versuch 40 (Abb. 21), dessen Licht-Dunkelwechsel von 16:8 Std den Verhältnissen eines natürlichen sommerlichen Langtags entspricht. Unter starken Schwankungen stieg die Wasserabscheidung in der Dunkelzeit meist erheblich an und erreichte in der Dunkelperiode nach 6—8 Std ihr Maximum. Auffällig ist der anschließende steile Abfall direkt nach der Lichteinschaltung, der zum Teil nur bis zur 2. Std reichte, um dann oft wieder schnell anzusteigen. Bei anderen Pflanzen wurde das Minimum erst wesentlich später erreicht und der Anstieg erfolgte langsamer. Der Gesamtverlauf war bei diesem Frühjahrsversuch durch große individuelle Schwankungen bei den einzelnen Pflanzen ausgezeichnet.

12. Licht-Dunkelwechsel 12:16 Stunden.

Betrug die Lichtzeit nur 12 Std und die Dunkelperiode 16 Std (Abb. 22), so trat eine gewisse Änderung des Guttationsverlaufes ein.

Die Minima wurden zwar während der Beleuchtungszeit meist nach 4 bis 6 Std erreicht und die Maxima lagen ziemlich regelmäßig zwischen der 4. und 8. Dunkelstunde, aber der Gesamtverlauf war weniger steil. Nach dem Maximum dauerte die anschließende Guttationsverminderung bei manchen Pflanzen 4, bei

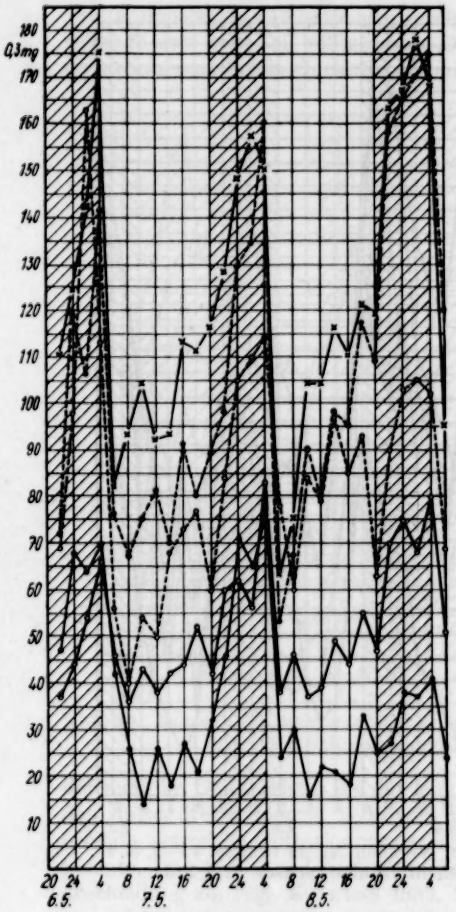

Abb. 21.

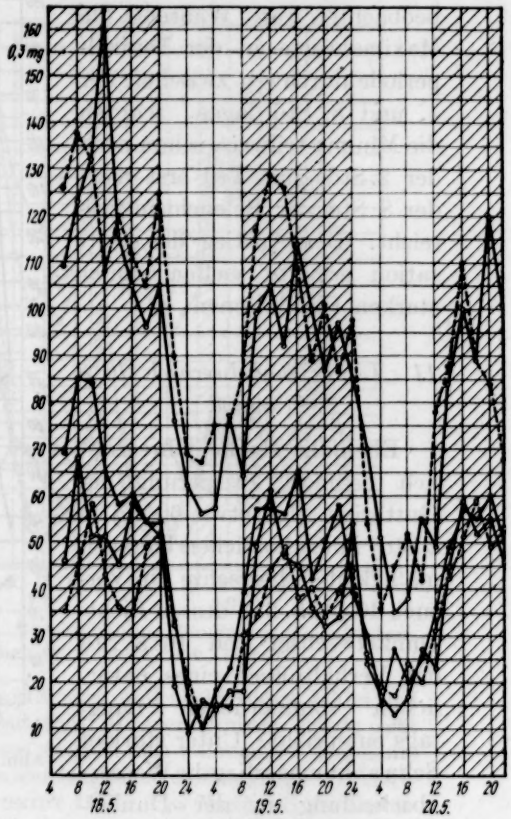

Abb. 22.

Abb. 21. Versuch Nr. 40 vom 5.—16. 5. 47. Licht-Dunkelwechsel 16:8 Std.
Abb. 22. Versuch Nr. 41 vom 17.—22. 5. 47. Licht-Dunkelwechsel 12:16 Std.

anderen 6 Std; dann setzte oft wieder eine Erhöhung der Wasserabgabe ein, die entweder bis zum Lichtbeginn dauerte oder sich schon vorher in starke Oszillationen verlor. Die starken Schwankungen traten sowohl während der Licht- als auch während der Dunkelperioden auf.

13. Licht-Dunkelwechsel 8:12 Stunden.

Wurden nun Licht- und Dunkelzeiten um je 4 Std auf 8:12 verkürzt (Abb. 23), so trat neben einer Verringerung der gesamten Wasser-

abscheidung keine wesentliche Veränderung der Tagesrhythmik ein. Die Unregelmäßigkeiten waren ziemlich stark, aber die Maxima lagen regelmäßig zwischen der 4. und 8. Dunkelstunde und die Minima zwischen der 2. und 6. Lichtstunde.

14. Licht-Dunkelwechsel 16:12 Stunden.

Bei der Ausdehnung der Beleuchtung auf 16 Std und einer gleichbleibenden 12stündigen Dunkelzeit (Abb. 24) verlief die Guttation während der Dunkelperioden in der gewohnten Weise mit den Maxima nach der 4.—8. Std. Im Licht fand nach anfänglicher Senkung der Tropfenbildung eine Steigerung statt, die nach 10—12 Std zu einem schwächer oder stärker ausgeprägten Maximum führte. Anschließend erfolgte dann, soweit nicht starke Unregelmäßigkeiten das Erkennen störten, wieder eine Verringerung der Wasserabscheidung bis zum Beginn der Dunkelheit.

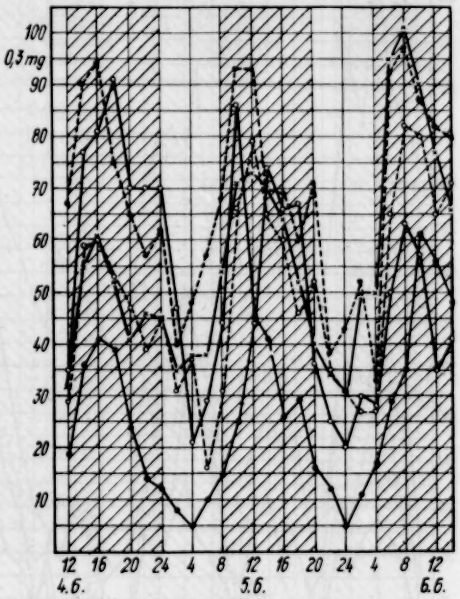

Abb. 23. Versuch Nr. 42 vom 2.—8. 6. 47. Licht-Dunkelwechsel 8:12 Std.

Überblickt man alle *beschriebenen Frühjahrskurven* (Kap. 10—14), so fällt auf, daß sie trotz erheblich gesteigerter Guttationstätigkeit meist einen deutlichen lichtinduzierten Tagesrhythmus erkennen lassen. Dauerten die Licht- oder Dunkelperioden länger als 12 Std, so konnte aber bei ersteren vielfach wieder eine Senkung, bei letzteren eine Steigerung der Wasserabscheidung beobachtet werden. Außerdem traten bei den stark wachsenden Pflanzen in auffälliger Weise Unregelmäßigkeiten auf.

Bei der Variation der Periodenlängen von Licht und Dunkelheit zeigte sich eine große Regelmäßigkeit der Reaktionsweise und eine weitgehende Anpassungsfähigkeit der tagesperiodischen Guttation an den Beleuchtungsrhythmus. Aus Tabelle 2 ist die Stetigkeit der Maximal- und Minimallagen der Tropfenbildung bei der vorgenommenen Veränderung der Beleuchtungsrhythmen zu ersehen.

Die Maxima lagen im allgemeinen zwischen der 4. und 6. Std nach Beginn der Dunkelheit, wenn die Dunkelzeit nicht kürzer als 6 Std war und die Lichtperiode ebenfalls 6 Std nicht unterschritt. Die Minima

wurden in den Lichtperioden manchmal schon nach der 2. Std erreicht und lagen selten nach der 6. Std. Unter natürlichen Tageslichtverhältnissen schoben sie sich zum Teil infolge der starken Schwankungen der Außenfaktoren, besonders wohl der relativen Luftfeuchtigkeit, weiter in die Hellperiode hinein. Ebenfalls wurden Guttationsminima bei Verkürzung der Dunkelperioden auf 4 bzw. 2 Std vorübergehend bis in die 10. Lichtstunde verschoben.

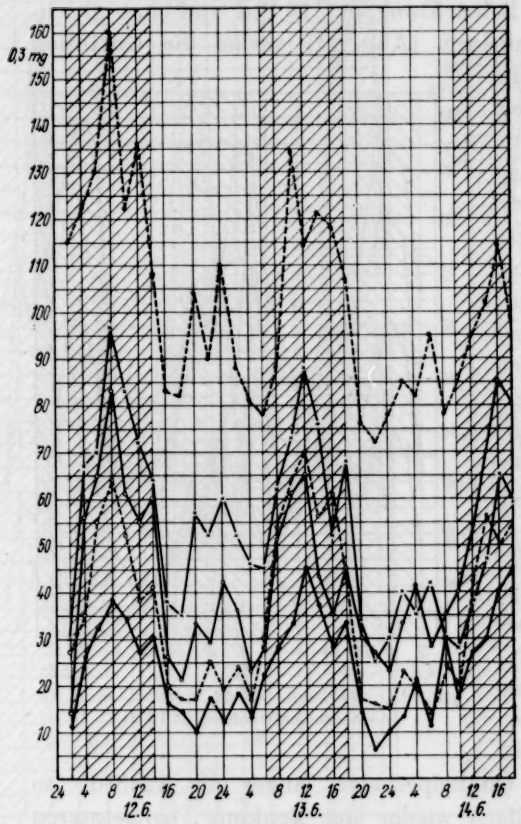

Abb. 24. Versuch Nr. 43 vom 9.—16. 6. 47. Licht-Dunkelwechsel 16:12 Std.

c) Ergänzungsversuche.

Es ist anzunehmen, daß die Änderungen in der Guttationsintensität in Beziehung zum Ablauf anderer physiologischer Prozesse in der Pflanze stehen. Um ihnen näherzukommen, sind im folgenden einige ergänzende Versuche durchgeführt.

1. Tagesperiodische Guttation und Wurzeldruck.

Eine gewisse Bedeutung des Wurzeldrucks für die Guttation ist nach den zahlreichen Untersuchungen von HABERLANDT (1895), MONTFORT (1920), GÄUMANN (1935), ENGEL (1943) u. a. nicht mehr zu bezweifeln. Zwar ließ sich bei einigen Sprossen unseres Versuchsobjektes, die von ihren Mutterpflanzen unter Wasser abgeschnitten und bis auf wenige Blätter reduziert worden waren, vereinzelt eine geringe Tropfenausscheidung feststellen, aber gerade die Geringfügigkeit der Ausscheidung zeigt, daß in der Regel die Intaktheit des ganzen Systems Wurzel-Sproß entscheidend an der Guttation beteiligt ist.

Wurde die Sauerstoffzufuhr für die Wurzeln durch eine dicht schließende Weißblechdose unterbunden, so hörte die Guttation nach wenigen Tagen auf; zweifellos ist die Atmung für die Wasseraufnahme ebenso notwendig wie für die Wasserabgabe (FREY-WYSSLING 1945 u. a.). Die Bedingungen für die Guttation

werden also erst durch die Tätigkeit des lebenden Plasmas geschaffen. Darauf weist auch die Sistierung der Wasserabscheidung bei einer Abkühlung der Wurzeln auf 0—5° C hin, auch wenn die Lufttemperatur dabei 20° betrug. Wurden die Wurzeln auf gleiche Temperatur erhöht, so setzte die Guttation nach 4—6 Std wieder ein.

Die tagesperiodischen Schwankungen des Wurzeldrucks, die sich wenigstens zum Teil in der Blutung äußern, sind wiederholt festgestellt worden (Wieler 1893, Romell 1918, Heyl 1933, White 1938, Grossenbacher 1939, Speidel 1939 u. a.). Wieweit zwischen ihnen und der Guttation Beziehungen bestehen, soll in den nachstehenden Versuchen untersucht werden.

Tabelle 2.

Licht-Dunkelwechsel Std	Maxima Std nach Beginn der Dunkelheit	Minima Std nach Beginn der Beleuchtung
Natürliche Tageslichtverhältnisse (15:9)	4—6	6—10 (12)
12:12	4—6 (8)	2—6
12:8	4—6 (8)	2—6
12:4	4	6—8
12:2	2	4—10
12:16	4—8	4—6 (8)
12:∞	(6)	—
16:12	4—6 (8)	4—6 (8)
16:8	4—8	2—6 (8)
8:12	4—6	2—6
6:6	6	6
8:8	4—6	4—6
10:10	4—6	(2) 4—6
8:10	4—6	2—6
6:10	8	2—6
4:10	8	4
2:10	8—10	2
2:16	6	2
2:22	6—8	2
∞:8	6—8	—

Im ersten Versuch wurde unter demselben Beleuchtungswechsel gleichzeitig die Blutung und die Guttation an verschiedenen Pflanzen gemessen. Am 7. 12. 0 Uhr kamen 8 Pflanzen in die Apparatur und erhielten einen 12:12stündigen Beleuchtungswechsel. Nach 3 Tagen wurden 4 Pflanzen von ihnen dicht über dem Erdboden dekapitiert, während die übrigen 4 für die Guttationsmessungen verwendet wurden. Der Blutungssaft trat durch ein gebogenes Röhrchen, das in einer feinen Spitze auslief und auf den Stumpf des Sprosses gesetzt wurde, nach außen; seine Messung erfolgte mit Hilfe des Tupfers in gleicher Weise wie bei der Guttation. Aus den Kurven in Abb. 25 ist ersichtlich, daß die Blutung in den ersten Stunden nach der Dekapitation erheblich anstieg und sich dann mehr und mehr verminderte. Gegen Ende der ersten Lichtperiode kam es noch einmal zu einer unklaren kleinen Erhöhung; dann wurde die Blutung unbeeinflußt durch den Beleuchtungswechsel immer geringer, bis der endgültige Stillstand erreicht war. Die Guttation der intakten Pflanzen zeigte dagegen das gewohnte Verhalten auf den 12stündigen Wechsel von Licht und Dunkelheit. Unter den gegebenen Versuchsbedingungen und den jahreszeitlichen Verhältnissen (Blutung und Guttation waren nur relativ schwach) fand also kein gleichsinniger Verlauf von Guttation und Blutung statt.

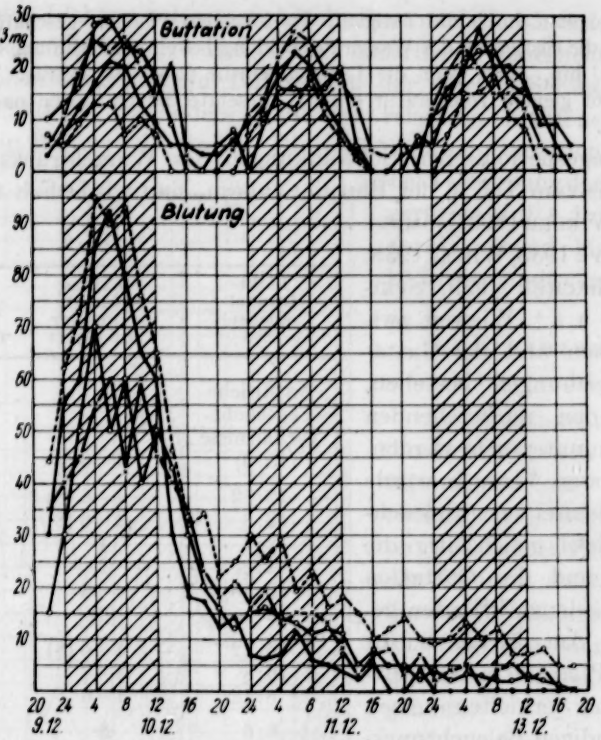

Abb. 25. Versuch Nr. 52 vom 9.—12. 12. 47. Parallelversuch Blutung und Guttation. Licht-Dunkelwechsel 12:12 Std.

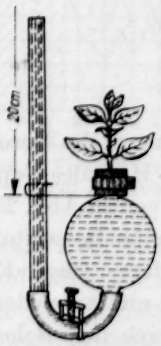

Abb. 26. Guttation mittels künstlichen Wurzeldrucks.

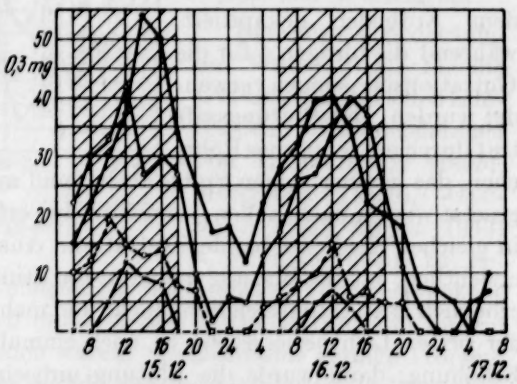

Abb. 27. Versuch Nr. 53 vom 12.—17. 12. 47. Tagesperiodische Guttation bei künstlichem Wurzeldruck. Licht-Dunkelwechsel 12:12 Std.

Um dieser Beziehung weiter nachzugehen, wurden die Pflanzen unter gleichmäßigen künstlichen Wurzeldruck gesetzt und gleichzeitig ihre Guttation gemessen. Schon DE BARY (1869) hat durch den mäßigen

Druck einer Quecksilbersäule Wasser in die Schnittfläche abgeschnittener Sprosse gepreßt und dabei Tropfenausscheidung aus den „großen Stomata" beobachtet. Auch HABERLANDT (1897) hat ähnliche Versuche gemacht. In entsprechender Weise wurde in unserer Guttationsapparatur ein Versuch mit 4 dekapitierten Sproßgipfeln durchgeführt. Die Sprosse waren unter Wasser abgeschnitten und luftdicht auf ein ungleichschenkeliges U-Rohr (mittlerer Teil aus Gummischlauch) gesetzt worden, das unter der Einsatzöffnung für die Pflanze eine kugelförmige Erweiterung hatte (Abb. 26). Der kurze Schenkel und die Kugel wurden mit Wasser, der lange Schenkel mit Quecksilber gefüllt. Im Mittel betrug der Hg-Druck etwa 20 cm.

Die Pflanzen kamen am 12. 12. um 24 Uhr in den Versuch; Beleuchtungswechsel 12:12 Std. Zwei Stunden vor dem Messungsbeginn (15. 12., 6 Uhr) wurde das Wasser erneuert und der Quecksilberstand auf 20 cm Höhe gebracht. Abb. 27 zeigt den Guttationsverlauf während 48 Std. Es ist das gewohnte Bild mit Maximum in der Dunkel- und Minimum in der Hellperiode. Der künstliche Blutungsdruck war während der gesamten Versuchszeit völlig gleichmäßig.

Dieser kurze Versuch zeigt ebenso deutlich wie der vorhergehende kombinierte Blutungsversuch, daß die Guttationsrhythmik bei den Blättern von *Kalanchoë* nicht gleichzeitig mit den Schwankungen des Wurzeldrucks verläuft, sondern unabhängig von ihm in Einklang mit dem Beleuchtungswechsel steht.

2. Versuche in CO_2-freier Luft.

a) Vorversuch. Die oben besprochenen Versuche (Nr. 45 und 46) mit relativ kurzen Licht- und langen Dunkelzeiten führten zu raschem Abklingen der Guttationsrhythmik. Dauerte die Lichtperiode 2 und die Dunkelzeit 22 Std, so kam die Tagesrhythmik nur in den ersten 12 Dunkelstunden noch teilweise zum Ausdruck. Als Ursache dafür könnte Assimilatmangel aus Lichtmangel in Frage kommen; deshalb wurden Versuche in CO_2-freier Luft angesetzt, um die Photosynthese völlig auszuschließen.

Die Apparatur zur Erzeugung der kohlensäurefreien Luft ist im methodischen Teil beschrieben worden. Für den Vorversuch wurde nicht die ganze Apparatur CO_2-frei gemacht, sondern 4 Pflanzen kamen innerhalb der großen Apparatur einzeln unter Glasglocken, von denen 2 normale Luft (Kontrollen) und die beiden anderen während der Lichtzeiten CO_2-freie Luft erhielten. Die Durchlüftung erfolgte durch Röhren, die in die Glocke mündeten. Zwei weitere Kontrollpflanzen standen im freien Raum. Die Töpfe der Versuchspflanzen standen in großen, nach oben völlig dicht verschlossenen Zinkblechdosen. Die Glasglocken ruhten auf dem oberen Deckel der Zinkdosen, und zwar auf einem hier angebrachten feuchten Filzring, der gleichzeitig als Dichtung zwischen Glasglocke und Dosendeckel diente. Unter den Glocken herrschte während der Durchströmung mit CO_2-freier Luft dauernd ein kleiner Überdruck. Die übrigen Versuchsbedingungen

blieben unverändert, d. h. die relative Luftfeuchtigkeit betrug 98—99 %, die Temperatur 18—19° C und die Lichtintensität im freien Raum etwa 2250 Lux. Die Pflanzen erhielten einen Licht-Dunkelwechsel von 12:12 Std.

Da die Glasglocken während der Messungszeiten hochgehoben werden mußten (dafür war ein besonderer Glockenheber angebracht), kam eine kleine Ungenauigkeit in den Versuch. Die Pflanzen konnten etwa $^1/_2$ min lang in normaler Luft assimilieren. Nach dem Herablassen der Glocken wurde die normale Luft aber in sehr kurzer Zeit wieder gegen CO_2-freie ausgetauscht; denn die durchströmende Luftmenge betrug etwa 5 Liter je Minute bei einem Glockeninhalt von $2^1/_2$ Liter.

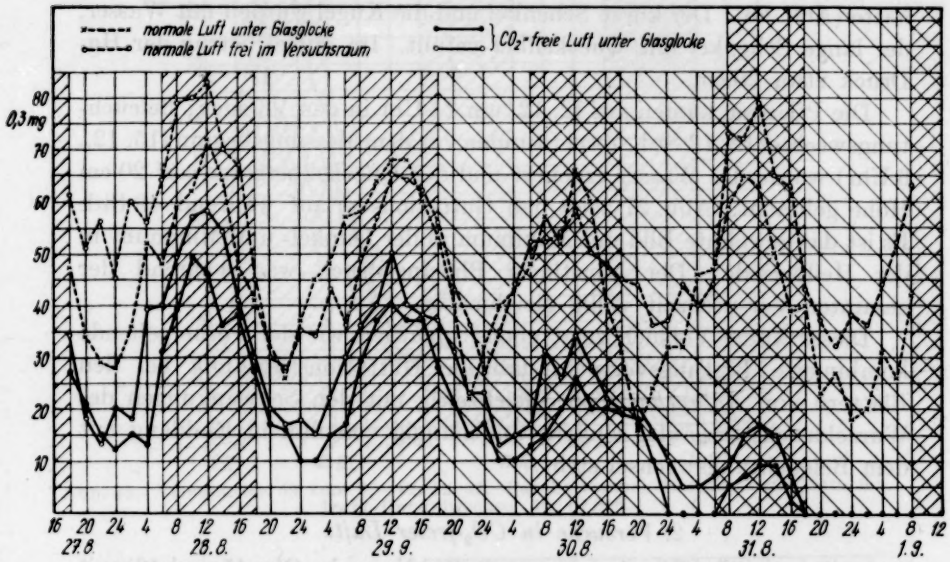

Abb. 28. Versuch Nr. 47 vom 24. 8.—1. 9. 47. Licht-Dunkelwechsel 12:12 Std. Ausgezogene Kurven von Pflanzen, die ab 29. 8., 18 Uhr, CO_2-freie Luft erhielten.

Die Pflanzen kamen am 24. 8. um 18 Uhr in den Versuch und erhielten zunächst bei normaler Luft einen Licht-Dunkelwechsel von 12:12 Std. Vom 29. 8. 18 Uhr bekamen 2 Pflanzen unter Glasglocken kohlensäurefreie Luft; ihre Kurven (ausgezogene Linien in Abb. 28) zeigen anfangs den gewohnten Guttationsverlauf. Unter der Einwirkung der ab 29. 9. CO_2-freien Luft trat in der ersten Lichtperiode nur eine geringfügige Änderung gegenüber der Guttation in normaler Luft ein: Die Abnahme der Wasserabscheidung dauerte länger an, das Minimum lag daher tiefer und wurde später erreicht. Der folgende Anstieg war dann weniger steil, doch wurde das Maximum nach der 6. Std erreicht. Das anschließende Minimum in der Lichtperiode lag tiefer als vorher; es wurde von der einen Pflanze etwa um die 8. Std erreicht, während bei der anderen die Guttation nach der 6. Std völlig zum Stillstand kam. Mit dem Beginn der nächsten Dunkelperiode (31. 8.) setzte noch einmal eine geringe Steigerung der Wasserabscheidung ein und nach 6—8 Std

wurde ein kleines Maximum erreicht; dann verminderte sich die Guttation und kam noch während der Dunkelheit ganz zum Stillstand.

b) Hauptversuch. Bei dem folgenden Versuch wurde die gesamte Apparatur während der Lichtperioden mit kohlensäurefreier Luft gefüllt. In den Dunkelperioden erhielten die Pflanzen normale Luft. Der kohlensäurefreie Strom wurde 1 Std vor Lichtbeginn eingeschaltet.

Um ein Ausströmen der Bodenkohlensäure aus den Töpfen der Versuchspflanzen in den freien Raum zu verhindern, wurden auch hier die Töpfe in große,

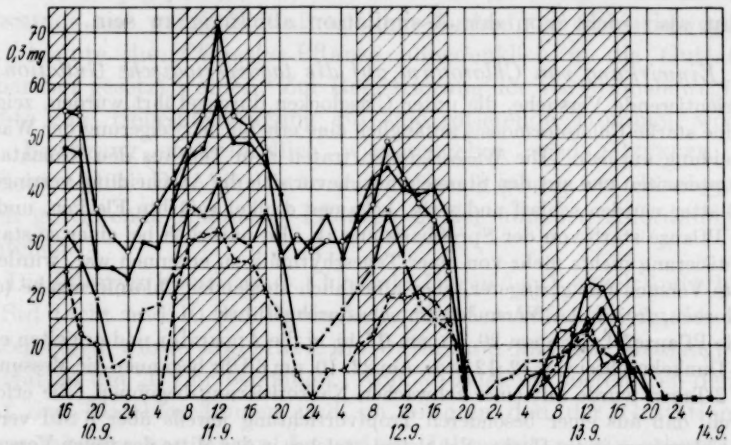

Abb. 29. Guttationsverlauf in CO_2-freier Luft, alle 4 Pflanzen ohne Kohlensäure. Licht-Dunkelwechsel 12:12 Std.

nach oben dicht verschlossene Zinkblechdosen gestellt. Durch eine besondere Vorrichtung wurde die Luft in den Dosen alle 2 Tage erneuert, so daß kein Sauerstoffmangel für die Wurzelatmung eintreten konnte.

Die Pflanzen kamen am 3. 9. um 18 Uhr in den Versuch und erhielten einen Licht-Dunkelrhythmus von 12:12 Std. Die Luft war zunächst bis 10. 9. normal. Am 7. 9. um 6 Uhr wurde mit den Messungen begonnen.

Der tagesperiodische Guttationsverlauf erfolgte an den CO_2-haltigen Tagen in der gewohnten Weise. Vom 10. 9. ab 18 Uhr erhielten die Pflanzen mit dem Beginn der Lichtzeit kohlensäurefreie Luft. Sowohl die Rhythmik als auch die Intensität der Tropfenbildung blieb unter der Einwirkung von CO_2-freier Luft zunächst unverändert. Erst nach etwa 2 Tagen setzte eine merkliche Verminderung der Wasserabscheidung unter Beibehaltung der Tagesperiodizität ein (Abb. 29). Dann wurde in der Lichtperiode am 12. 9. ein Stillstand erreicht. Während der folgenden Dunkelperiode (am 13. 9.) wurde teilweise noch im normalen Rhythmus weiter guttiert, bis in der anschließenden Lichtzeit, also am 4. Tage nach Beginn der CO_2-freien Behandlung, bei den meisten Pflanzen

die Guttation endgültig aussetzte. In der Folgezeit erhielten die Pflanzen wieder normale Frischluft, doch trat innerhalb der nächsten 48 Std keine Tropfenbildung mehr auf.

Zu diesen Versuchen in CO_2-freier Atmosphäre muß bemerkt werden, daß die Atmungskohlensäure innerhalb der Blätter nicht bestimmt wurde, noch sich beseitigen ließ. Die Versuche können daher keinen Anspruch auf quantitative Exaktheit erheben. Bei Abwesenheit der Kohlensäure wurde die Guttation zwar allmählich schwächer, aber sie hörte durchaus nicht sofort auf; die Guttationsrhythmik als solche scheint also nicht von der Assimilation abhängig zu sein.

3. Einwirkung von Chloroform auf die tagesperiodische Guttation.

Orientierende Versuche, die unter Glasglocken durchgeführt wurden, zeigten, daß eine starke Chloroformdosis anfänglich eine erhebliche Steigerung der Wasserabscheidung auslöste. Die Wassertropfen traten zum Teil aus den Stomata der Blattunterseiten und aus den Stengeln aus, bevor sich die Abscheidung verringerte. Die Blätter wurden schlaff und welk, bekamen dunkel gefärbte Flecken, und die ganze Pflanze starb von der Sproßbasis aus ab. Da natürlich bei einer so starken Narkotisierung nichts mehr von einer Tagesrhythmik zu erkennen war, wurde der nächste Versuch mit geringerer, aber allmählich steigender Chloroformgabe (ohne Glasglocken, frei in der Versuchskammer) durchgeführt.

Die Pflanzen kamen am 20. 10. um 0 Uhr in die Apparatur und erhielten einen Licht-Dunkelwechsel von 12 :12 Std. Am 22. 10. um 6 Uhr begannen die Messungen. Nach 2 Tagen wurde mit einer schwachen Narkotisierung begonnen. Sie erfolgte dadurch, daß aus einer besonderen Tropfvorrichtung jeweils über 6 Std verteilt 3 cm^3 Chloroform in ein flaches Schälchen, welches in der Mitte des freien Versuchsraumes stand, gegeben wurde. Diese Dosis wurde nach 12 Std auf 5 cm^3 je 6 Std und nach weiteren 24 Std auf 10 cm^3 erhöht. Während des Versuchs wurde natürlich auf die Durchströmung der Apparatur mit wasserdampfgesättigter Frischluft verzichtet.

Unter der Einwirkung der schwachen Narkose fand eine geringe Steigerung der Guttation statt. Bei der Erhöhung der Chloroformdosis in der Lichtperiode trat eine Verschiebung der Minima zum Teil in die 10. bis in die 12. Std ein. Mit dem Beginn der Dunkelzeit erhöhte sich die Guttation wieder, erreichte nach 6 Std ein geschwächtes Maximum und verminderte sich schnell gegen das Ende der Dunkelperiode, um dann teilweise schon zum Stillstand zu kommen. Endgültig wurde nach einer weiteren Erhöhung der Chloroformdosis in der 2. Lichtstunde von allen Pflanzen die Guttation eingestellt.

Chloroform in sehr geringer Menge bewirkt also erhöhte Guttation (unter verstärkter Oszillation), da größere Mengen die Viskosität des Protoplasmas steigern (LEPESCHKIN 1938) und eine Abnahme der Permeabilität bedingen, worauf bei noch höherer Konzentration eine irreversible Viskositätszunahme erfolgt, die den Tod der Pflanze nach sich zieht (vgl. auch WEBER 1925, DERRY 1929, FREDERIKSE 1933), so ist verständlich, daß die Guttation mit steigender Chloroformdosis zurückging.

4. Guttationsrhythmik und Variationsbewegungen der Blätter von Phaseolus multiflorus.

Die Mechanik der Variationsbewegungen beruht bekanntlich auf Turgorschwankungen in den Gelenkzellen, die durch Veränderungen

der Permeabilität hervorgerufen werden. Da die tagesperiodische Guttation auch zum großen Teil auf Durchlässigkeitsschwankungen des Plasmas zurückzuführen ist, ist es denkbar, daß ein bestimmter Beleuchtungsturnus bei Konstanz der übrigen Außenfaktoren bei den nyktinastische Bewegungen ausführenden Primärblättern von *Phaseolus* und guttierender *Kalanchoë* gleichsinnige Reaktionsfolgen auslösen könnte. Ein kleiner Versuch sollte zur ersten Orientierung in dieser Richtung dienen. Da die Versetzung einer *Phaseolus*-Pflanze aus gewöhnlicher in dampfgesättigte Luft nach den Beobachtungen Pfeffers und Bünnings nur wenig Einfluß auf den Verlauf der Schlafbewegungen hat, konnte die *Phaseolus*-Pflanze unbedenklich in die Guttationsapparatur gesetzt werden. Zur Registrierung der Variationsbewegungen diente eine Hebelübertragung auf eine rotierende Trommel, wodurch die Bewegung spiegelbildlich wiedergegeben wird (Pfeffer 1915, Flügel 1949). Die Apparatur war geräumig genug, um daneben auch noch guttierende *Kalanchoë*-Pflanzen in der üblichen Anordnung aufzustellen.

Die Pflanzen kamen am 9. 11. um 18 Uhr in den Versuch und erhielten 14 Std Licht und 10 Std Dunkelheit. Mit der Aufzeichnung der Blattbewegungen wurde am 11. 11. um 0 Uhr und mit den Messungen der Guttation um 20 Uhr begonnen. Abb. 30 zeigt im oberen Teil den Verlauf der Blattbewegungen und im unteren den der Guttation; die Wasserabgabe war wegen der späten Jahreszeit relativ schwach. Es bestehen einerseits große Ähnlichkeiten im Verlauf der Kurve der Variationsbewegungen der Bohnenblätter mit der des Guttationsverlaufs, andererseits sind aber doch auch Abweichungen zwischen ihnen vorhanden. Die nächtliche Extremstellung der Blätter wie das nächtliche Guttationsmaximum liegen übereinstimmend vorwiegend zwischen der 4. und 6. Std nach Beginn der Dunkelheit. Die dann einsetzende Hebung der Blätter (abwärts verlaufende Kurve) zieht sich jedoch über den größten Teil der Beleuchtungszeit hin; erst kurz vor Beginn der Dunkelperiode oder mit derselben beginnt der relativ schnelle Kurvenanstieg. Die Guttationskurve hingegen beginnt schon 6 Std nach der Lichteinschaltung wieder anzusteigen. Sie entspricht damit also besser als die Blattbewegung selbst der Bünningschen Forderung (1944), wonach das Maximum der Tagphase der Blattrhythmik etwa 6 Std nach Lichtbeginn liegen soll (vgl. auch Flügel 1949). Trotzdem besteht aber natürlich ein grundsätzlicher Unterschied in der Reaktionsweise der *Phaseolus*-Blätter und der Guttation: erstere sind viel stärker endogen und folgen nicht sofort jeder Änderung der Beleuchtung, während bei der Guttation in den Versuchen mit kurzen Lichtperioden ganz eindeutig die abnehmende Wasserabscheidung noch vor Erreichen des Minimums sofort ins

Gegenteil umschlug, wenn das Licht vorher ausgeschaltet wurde. Außerdem verlief die Guttation im Dauerdunkel nicht in einem 12:12-, sondern im 6:6stündigen Rhythmus.

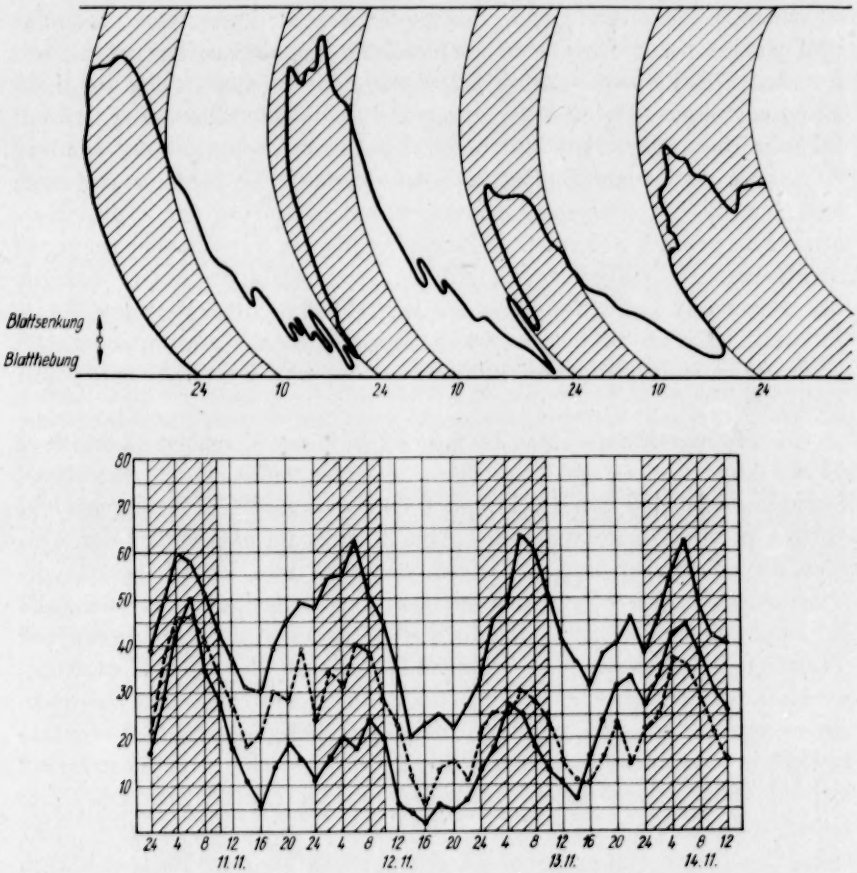

Abb. 30. Versuch Nr. 51 vom 10.—14. 11. 47. Guttationsrhythmik von *Kalanchoë* (unten) und Variationsbewegungen der Blätter von *Phaseolus multiflorus* (oben) im gleichen Licht-Dunkelwechsel (14:10 Std).

III. Besprechung der Ergebnisse.

Aus den vorliegenden Untersuchungen an *Kalanchoë Blossfeldiana* geht klar hervor, daß unter den gegebenen Versuchsbedingungen die Guttation periodisch verläuft und daß diese Periodizität sowohl durch wechselnde Außenfaktoren als auch durch eine endogene Rhythmik gesteuert wird. Der regulierende *Einfluß der Außenfaktoren* geht aus den Verschiebungen der Guttationsrhythmik bei Veränderungen des Beleuchtungsturnus hervor. Die Maxima und Minima der Wasser-

abscheidung lassen sich zu jeder beliebigen Tages- und Nachtzeit erzielen, wenn die Längen der Licht- und Dunkelperioden entsprechend gewählt werden. Die *endogene Regulation* der periodischen Wasserabscheidung zeigt sich vor allem bei längeren Licht- und Dunkelperioden, in denen die Intensitätsveränderung der Guttation nicht dauernd in gleicher Richtung verläuft, sondern etwa 6 Std nach Licht- wie Dunkelheitsbeginn aus der anfänglichen Richtung in die gegenteilige umschlägt. Bei Konstanz der Beleuchtungsverhältnisse kann sich dieser Wechsel nach weiteren 6 Std wiederholen und nach abermals rund 6 Std nochmals zeigen.

Durch den Beleuchtungswechsel treten in der Pflanze Veränderungen der Hydraturzustände ein, die in erster Linie auf lichtinduzierte Schwankungen der Wasserdurchlässigkeit des Plasmas zurückzuführen sein dürften und ihren Ausdruck im periodischen Guttationsverlauf finden. Wir haben daher als primäre Ursache der Guttationsrhythmik die photoperiodische Reaktionsweise der Plasmapermeabilität zu beachten. Über den Einfluß des Lichtes auf die Durchlässigkeit des Plasmas sind die Ansichten bis heute geteilt. Während einige Autoren dem Licht eine Steigerung der Permeabilität zusprechen (Lepeschkin 1908, 1909 und 1934, Tröndle 1910, Ruhland 1912, Hoagland 1923 und 1926, Brauner 1933, Järvenkylä 1937 u. a.), soll es sich nach der Ansicht anderer Autoren (Zycha 1928, Ruhland und Hoffmann 1925) indifferent verhalten oder gar eine hemmende Wirkung ausüben. Eine allgemeingültige Regel läßt sich kaum aufstellen, da sowohl die einzelnen Versuchsobjekte in dieser Hinsicht unterschiedlich reagieren (Järvenkylä 1937), als auch die Reaktionsbereitschaft der Pflanzen jahreszeitlich verschieden ist (Fitting 1915).

Diese unterschiedlichen Versuchsergebnisse über die photoperiodische Wirkung auf die Permeabilität des Plasmas machen es verständlich, daß auch bei den Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf die Guttation unterschiedliche Resultate erzielt worden sind. Gardiner (1884) schrieb der Beleuchtung eine hemmende und der Dunkelheit eine fördernde Wirkung zu. Ruhland (1915) fand dagegen bei den Hautdrüsen von *Statice* ebenso wie Schmidt (1930) bei *Saxifraga Aizoon* eine Hemmung der Ausscheidung im Dunkeln und eine Steigerung im Licht.

Die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen vereinigen bis zu einem gewissen Grade diese extremen Ansichten. Sie lassen bei einem normalen 12:12stündigen Beleuchtungswechsel erkennen, daß unter der Einwirkung des Lichtes zunächst eine Verminderung der Guttation eintritt, die nach einigen Stunden in eine Steigerung übergeht. Auch nimmt die Wasserabscheidung zu Beginn der Dunkelperioden immer erst zu, bis sie nach einigen Stunden ihr Maximum erreicht hat, um dann wieder abzusinken. Das Licht bewirkt also ebensowenig eine generelle Steigerung der Guttation wie die Dunkelheit eine Hemmung.

Diese Ergebnisse über die Rhythmik des Guttationsverlaufes stehen zum Teil im Widerspruch zu den Resultaten der Untersuchungen von Schmidt (1930). Während die Autorin bei *Saxifraga Aizoon* unter

natürlich wechselnden Licht-Dunkelverhältnissen, bei Änderungen der Temperatur und unter erheblichen Schwankungen der relativen Luftfeuchtigkeit eine tagesperiodische Guttation feststellen konnte, deren Maxima in den Stunden zwischen 23 und 5 Uhr lagen, fand sie dagegen im *dunstgesättigten* Raum bei gleichem Wechsel der übrigen Außenfaktoren nur in den ersten $2^1/_2$ Std nach Versuchsbeginn einen Anstieg der Guttation; anschließend verminderte sich die Wasserabscheidung ständig, ohne noch eine Tagesperiodizität zu zeigen (S. 322). Offenbar verhält sich *Saxifraga Aizoon* im dunstgesättigten Raum bei einem normalen Licht-Dunkelwechsel anders als *Kalanchoë Blossfeldiana* und zeigt keinen tagesperiodischen Guttationsverlauf. Anlaß zu Zweifeln gibt jedoch die angegebene Methode, von der SCHMIDT selbst schreibt, daß man mit ihr „keine quantitativ absolut gültigen Ergebnisse erwarten könne" (S. 322).

Dagegen gewinnen die Untersuchungen SPEIDELS (1939) über die Periodizität der Blutung in bezug auf unsere Guttationsversuche besondere Bedeutung. Danach wird die Blutungsperiodizität im Gegensatz zur Guttationsrhythmik nicht durch den Wechsel von Licht und Dunkel gesteuert (vgl. auch WHITE 1938 und GROSSENBACHER 1938), sondern in erster Linie durch den Zeitpunkt der Dekapitation bestimmt. Für den weiteren periodischen Verlauf der Blutung könnte nach SPEIDEL einerseits eine schwankende Zufuhr von Atmungsmaterial, andererseits eine rhythmisch wechselnde Größe der Enzymtätigkeit innerhalb der blutenden Zellen möglich sein. BÜNNING (1942, S. 467) vereinigt diese beiden Erklärungsmöglichkeiten, indem er annimmt, daß „durch Schwankungen der Enzymtätigkeit die Zufuhr von Atmungsmaterial periodisch schwankt". Diese Vorstellung von der Bedeutung der Atmungsperiodizität für die Entstehung der endogenen Tagesrhythmik (BÜNNING 1942) fügt sich in unsere Erklärung für den periodischen Guttationsverlauf ein. Demnach liegt die primäre physiologische Grundlage der photoperiodischen Reaktion in einer rhythmischen Änderung bestimmter stoffwechselphysiologischer Prozesse. Nach BÜNNING findet durch die periodischen Schwankungen des Verhältnisses Atmung: Assimilation, also durch abwechselnd verlaufende Reaktionsfolgen von Hydrolysen und Synthesen Verschiebungen der Wasserstoffionenkonzentration statt, die Änderungen der plasmatischen Zustände zur Folge haben. Diese wiederum bewirken entsprechende Schwankungen der Permeabilität, welche sich in gleichsinniger Guttation äußern. Durch den Wechsel der Beleuchtung kann dieser rhythmische Verlauf modifiziert werden und im Dauerlicht oder Dauerdunkel ähnliche kurzperiodische Erscheinungen zeigen, wie sie ENGEL (1943) an den Keimlingen von *Avena sativa* festgestellt hatte und die er für autonom hielt.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die Guttation von im Langtag aufgezogenen Exemplaren von *Kalanchoë Blossfeldiana* wurde in folgenden Licht-Dunkelwechseln untersucht: Natürliche Tageslichtverhältnisse (15:9 Std), 12:12 Std, 12:8 Std, 12:4 Std, 12:2 Std, 12:16 Std, 16:12 Std, 16:8 Std, 8:12 Std, 6:6 Std, 8:8 Std, 10:10 Std, 8:10 Std, 6:10 Std, 4:10 Std, 2:10 Std, 2:16 Std, 2:22 Std, außerdem in Dauerdunkel und Dauerlicht. Dabei wurde die relative Luftfeuchtigkeit konstant auf 98—99% und die Temperatur auf 18° C (± 0,1—0,3° C) gehalten, die Lichtintensität betrug etwa 2250 Lux. Es ergab sich unter anderem, daß die Guttation bei einem natürlichen (12:12 Std) oder diesem ähnlichen Licht-Dunkelwechsel tagesperiodisch verläuft. Die Maxima der Tropfenabscheidung liegen zwischen der 4. und 8. Std nach Beginn der Dunkelheit und die Minima zwischen der 2. und 6. Lichtstunde. Die Menge der durch Guttation ausgeschiedenen Flüssigkeit hängt vor allem vom Entwicklungszustand der Pflanze und vom Alter des Blattes ab. In den Frühjahrsmonaten können die beiden obersten Blattpaare bis 60 mg in 2 Std abgeben.

2. Der Rhythmus der Guttation ist nicht fest in der Pflanze verankert. Er läßt sich nach einer Übergangszeit von etwa 24 Std leicht um 12 Std verschieben und paßt sich dem neuen Beleuchtungswechsel an.

3. Im Dauerdunkel zeigt die Guttation eine 6stündige Rhythmik, die jedoch innerhalb von 12—24 Std aufhört und in unregelmäßige Oszillationen übergeht, deren Maxima etwa 4—8 Std auseinanderliegen. Auch im Dauerlicht treten solche Oszillationen auf.

4. Bei einem Licht-Dunkelwechsel von 6:6 Std wird die kürzeste Tagesrhythmik erreicht. Die Maxima und Minima erscheinen gerade noch am Ende der Dunkel- bzw. Lichtperioden. Werden die Hell- oder Dunkelheitszeiten auf 4 oder 2 Std verkürzt, so tritt eine steigende Unregelmäßigkeit im Ablauf der Rhythmik ein.

5. Das Maximum der jahreszeitlichen Wasserabscheidung liegt in den Frühjahrsmonaten. Die Guttation während dieser Zeit starken Wachstums ist nicht nur besonders groß, sondern weist auch besonders starke Unregelmäßigkeiten auf.

6. Blutung und Guttation zeigen bei demselben Beleuchtungswechsel einen ungleichmäßigen Verlauf. Ein Versuch mit künstlichem Wurzeldruck zeigte, daß die Schwankungen des Wurzeldrucks nicht die Ursache für die Tagesperiodizität der Guttation sein können.

7. Bei teilweiser oder völliger Ausschaltung der Assimilation durch CO_2-freie Luft erfolgt unter Fortsetzung der Tagesrhythmik erst eine Verminderung und dann ein Stillstand der Wasserabscheidung.

8. Chloroform bewirkt in sehr geringer Menge unter Beibehaltung der Tagesperiodizität eine Steigerung der Wasserabgabe. Bei höherer

Konzentration erfolgt eine Verminderung der Guttation, bis der Tod der Pflanze eintritt.

9. Die Rhythmik der Blattbewegungen von *Phaseolus multiflorus* zeigt zwar eine weitgehende Analogie mit der Rhythmik der Guttation, jedoch dürfte erstere mehr endonomer Natur sein, während der Verlauf der Guttation entscheidend durch den Licht-Dunkelwechsel gesteuert wird.

10. Nicht nur zwischen gleichen Pflanzen sind die Schwankungen erheblich, sondern das gleiche Individuum kann sich unter anscheinend konstanten Außenbedingungen von Tag zu Tag bis zu einem gewissen Grade unterschiedlich verhalten.

Herrn Professor HARDER bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit und stete Förderung zu großem Dank verpflichtet.

Literatur.

BENECKE, W, u. L. JOST: Pflanzenphysiologie, 1. Aufl. 1924. — BÖHM, J.: Über die Ursache des Saftsteigens in den Pflanzen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **48**, 10 (1863). — BRAUNER, L.: Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Z. Bot. **14**, 497 (1922). — BRAUNER, M.: Untersuchungen über die Lichtturgorreaktionen des Primärgelenkes von *Phaseolus*. Planta (Berl.) **18**, 288 (1933). — BÜNNING, E.: Untersuchungen über die autonomen tagesperiodischen Bewegungen der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus*. Jb. Bot. **75**, 439 (1931). — Die Mechanik der tagesperiodischen Variationsbewegungen bei *Phaseolus multiflorus*. Jb. Bot. **79**, 191 (1934). — Die endonome Tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion. Ber. dtsch. bot. Ges. **54**, 590 (1936). — Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen. Pflanzenphysiol. II. Berlin: Springer 1939. — Die Anpassung der Pflanzen an den jahres- und tagesperiodischen Wechsel der Außenbedingungen. Naturwiss. **31**, 493 (1943). — Endonome Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei Kurztagspflanzen. Biol. Zbl. **64**, 161 (1944). — Die entwicklungsphysiologische Bedeutung der endogenen Tagesrythmik bei den Pflanzen. Naturwiss. **33**, 271 (1946). — BURGERSTEIN, A.: Die Transpiration der Pflanzen. Jena: 1904 u. 1920. — ENGEL, H.: Periodische Guttation. Ber. dtsch. bot. Ges. **61**, 291 (1943). — FABER, F. C. v.: Physiologische Fragmente aus einem tropischen Urwald. Jb. Bot. **56**, 197 (1915). — FITTING, H.: Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jb. Bot. **56**, 1 (1915). — FLÜGEL, A.: Die Gesetzmäßigkeiten der endogenen Tagesrhythmik (beobachtet an den Blattbewegungen von *Phaseolus multiflorus*). Planta (Berl.) **37**, 337 (1949.) — FREDERIKSE, A. M.: Viscosity determinations during narcosis. Protoplasma (Lpz.) **18**, 260 (1933). — FREY-WYSSLING, A.: Beobachtungen über die Guttationstätigkeit am natürlichen Standort. Ber. Schweiz. bot. Ges. **49**, 127 (1939). — Die Guttation als allgemeine Erscheinung. Ber. Schweiz. bot. Ges. **51**, 321 (1941). — Ernährung und Stoffwechsel der Pflanzen. Zürich: Büchergilde Gutenberg 1945. — GÄUMANN, E.: Über die experimentelle Auslösung der Guttation. Ber. dtsch. bot. Ges. **56**, 396 (1938). — GARDINER, W.: On the physiological significance of water glands and nectaries. Bot. Ztg **42**, (1884). — GELLHORN, E.: Das Permeabilitätsproblem. Berlin: Springer 1929. — GROSSENBACHER, K. A.: Autonomic cycle of rate of exudation of plants. Amer. J. Bot. **26**, 107 (1939). — HABERLANDT, G.: Zur Kenntnis der Hydathoden. Jb. Bot. **30**, 511 (1897). — HARDER, R.: Über photoperiodisch bedingte Organ- und Gestaltbildung bei den Pflanzen. Naturwiss. **33**, 41 (1946). — HARDER, R., O. BODE u. H. v. WITSCH: Photoperiodische Untersuchungen in kohlensäurefreier Atmosphäre bei der Kurztags-

pflanze *Kalanchoë Blossfeldiana*. Jb. Bot. **91**, 381 (1944). — HARDER, R., u. G. GÜMMER: Infloreszenzverlaubung und Größe des Blühimpulses bei *Kalanchoë Blossfeldiana*. Biol. Zbl. **68**, 435 (1949). — HEYL, J. G.: Über den Einfluß von Außenfaktoren auf das Bluten der Pflanzen. Planta (Berl.) **20**, 294 (1933). — HOAGLAND, D. R., u. A. R. DAVIS: Further experiments on the absorption of ions by plants, including observations on the effect of light. J. gen. Physiol. **6**, 47 (1923). — HUBER, B.: Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. Jb. Bot. **64**, 1 (1925). — HUBER, B., u. K. HÖFLER: Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Jb. Bot. **73**, 351 (1930). — JÄRVENKYLÄ, Y. T.: Über den Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo **9**, Nr 3 (1937). — KLEINHOONTE, A.: Untersuchungen über die autonomen Bewegungen der Primärblätter von *Canavalia ensiformis*. Jb. wiss. Bot. **75**, 679 (1932). — KÖHNLEIN, E.: Untersuchungen über die Höhe des Wurzelwiderstandes und die Bedeutung aktiver Wurzeltätigkeit für die Wasserversorgung der Pflanze. Planta (Berl.) **10**, 381 (1930). — LEPESCHKIN, W. W.: Die Bedeutung der wasserabsondernden Organe für die Pflanze. Flora **90**, 42 (1902). — Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung der Pflanzen. Beih. bot. Cbl. **19**, 409 (1906). — Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **26a**, 724 (1908). — Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beih. bot. Cbl. **24**, Abt. I, 308 (1909). — Zur Analyse des Turgordruckes der Gewebe, seiner Variationen und des Mechanismus der Variationsbewegungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **52**, 475 (1934). — Kolloidchemie des Protoplasmas. Dresden u. Leipzig 1938. — MEINDL, T.: Weitere Beiträge zur photoplasmatischen Anatomie des *Elodea*-Blattes. Protoplasma (Lpz.) **21**, 362 (1934). — MOLISCH, H.: Das Hervorspringen von Wassertröpfchen an der Blattspitze von *Colocasia nymphaefolia*. Ber. dtsch. bot. Ges. **21**, 381 (1903). — MONTFORT: Physiologische Grundlegung einer Guttationsmethode zur relativen Prüfung der Wasseraufnahme. Jb. Bot. **59**, 467 (1920). — MOSEBACH, G.: Untersuchungen über die tagesperiodische Bewegung der Blattgelenke von *Phaseolus*. Jb. Bot. **89**, 20 (1941). — PFEFFER, W.: Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Blattbewegungen. Abh. math.-physik. Kl., K. S. Ges. Wiss. **34**, 1 (1915). — ROMELL, L. G.: Eine neue anscheinend tagesautonomische Periodizität. Sv. bot. Tidskr. **12** (1918). — RUHLAND, W.: Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel von *Beta vulgaris*. Jb. Bot. **50**, 200 (1912). — Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Jb. Bot. **55**, 409 (1915). — RUHLAND, W., u. C. HOFFMANN: Die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*. Planta (Berl.) **1**, 1 (1925). — SACHS, J.: Über eine Methode, die Quantitäten der vegetabilischen Eigenwärme zu bestimmen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **26**, 191 (1858). — SCHMIDT, H.: Zur Funktion der Hydathoden. Planta (Berl.) **10**, 314 (1930). — SCHMUCKER, TH.: Über den Einfluß narkotischer Stoffe auf Transpiration und Wasserleitung. Jb. Bot. **68**, 771 (1928). — SEYBOLD, A.: Die pflanzliche Transpiration. Erg. Biol. **6** (1930). — SPEIDEL, B.: Untersuchungen zur Physiologie des Blutens bei höheren Pflanzen. Planta (Berl.) **30**, 67 (1939). — TRÖNDLE, A.: Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jb. Bot. **48**, 171 (1910). — VOLKENS, G.: Über Wasserausscheidung in liquider Form aus den Blättern der höheren Pflanzen. Jb. kgl. Bot. Gartens Berlin **2** (1883). — WALTER, H.: Plasmaquellung und Assimilation. Protoplasma (Lpz.) **6** (1929). — WEBER, F.: Plasmolyseform und Kernform funktionierender Schließzellen. Jb. Bot. **64**, 687 (1925). — WHITE, PH. R.: Root-pressure an unappreciated force in sap movement. Amer. J. Bot. **25**, 223 (1938). — WIELER, A.: Das Bluten der Pflanzen. Beitr. Biol. Pflanz. **6**, 1 (1893). — ZYCHA, H.: Über den Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität von Blattzellen für Salze. Jb. Bot. **1928**, 499.

Planta, Bd. 38, S. 196—204 (1950).

ÜBER DAS WACHSTUM DES RHIZOMS VON BUTOMUS UMBELLATUS L.

Von

HANS WEBER.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. Oktober 1949.)

I.

Die Sproß-Vegetationspunkte monokotyler Gewächse sind in neuerer Zeit wiederholt Gegenstand von Untersuchungen gewesen, die zu einer weitgehenden Klärung der sich an ihnen abspielenden histogenetischen Vorgänge geführt haben. Zuletzt hat sich ECKARDT (1941) in einer sorgfältigen Arbeit mit dem ja ebenfalls im Bereich des Vegetationspunktes stattfindenden primären Dickenwachstum bei Monokotylen befaßt und die Ergebnisse von HELM (1936), RÜDIGER (1939), SCHALSCHA-EHRENFELD (1940) u. a. weitergeführt. Hinsichtlich des Erstarkungswachstums bieten naturgemäß Pflanzen mit starken Stämmen, wie Palmen und Rhizomgewächse, wie *Iris*, *Typha*, *Liriope*, *Mondo* u. a., wertvolle Beispiele. Es zeigte sich, daß das primäre Dickenwachstum in allen untersuchten Fällen nach einem einheitlichen Modus verläuft, nämlich mit Hilfe eines primären Meristemmantels, der am Grunde des Vegetationspunktes aus den längsverlaufenden äußeren Periklinalreihen des Korpus durch Einziehung periklinaler Wände zustande kommt. „Durch die nach rückwärts zu gesteigerte kambiale Tätigkeit (des Meristemmantels) entstehen ganze Zellzüge, die antiklinal und bogenförmig zu den Blattbasen hin verlaufen. Sie bewirken die oft schon auf der Höhe des Vegetationspunktes gewaltige Achsenverstärkung" (ECKARDT 1941, S. 327).

Diesem allgemeinen Bild fügt sich auch das Verhalten der Sproßspitze von *Butomus umbellatus* ein. Darüber hinaus aber zeigt sie Besonderheiten, die bisher bei keiner anderen Rhizompflanze beobachtet worden sind und deren Darstellung das seither Bekannte vervollständigen möge.

II.

Butomus umbellatus ist eine in Europa und Asien verbreitete ausdauernde Sumpfpflanze. Sie ist durch ein deutlich dorsiventrales Rhizom ausgezeichnet, das plagiotrop im schlammigen Untergrund seichter Gewässer, vor allem in Ufernähe, wächst. Das Rhizom kann

maximal eine Länge von 30—40 cm erreichen, bleibt aber meist kürzer und fault von hintenher ab, nachdem es eine Anzahl von Blättern hervorgebracht hat, die über die Wasseroberfläche hinausragen und die bekannte, an das *Typha*-Blatt erinnernde Gestalt haben. Wie schon Irmisch (1850, S. 173) feststellen konnte, erfolgt das Wachstum mono-

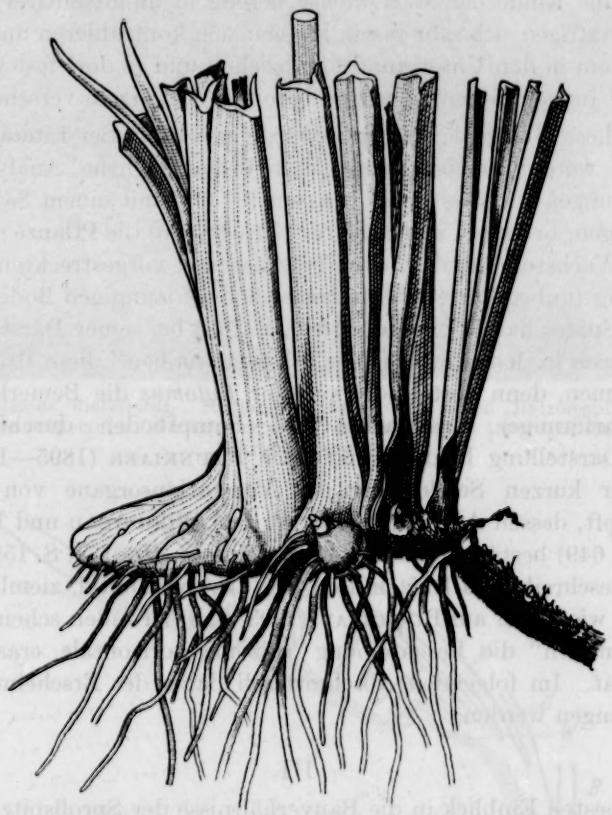

Abb. 1. *Butomus umbellatus*. Rhizom, im August ausgegraben. Erläuterung im Text. $^1/_3$ nat. Größe.

podial. Blühende Triebe werden also seitlich, d. h. aus Achselknospen gebildet. Auffallend ist die Erscheinung, daß in den Fällen, wo an ein und demselben Rhizom mehrere Infloreszenzen gebildet werden, zwischen je zwei solchen regelmäßig 8 Blätter zu finden sind, deren Achselknospen zu vegetativen Trieben auswachsen.

Ein Rhizom von *Butomus umbellatus* ist in Abb. 1 wiedergegeben. Es fällt daran besonders auf, daß die Spitze, die von den Blattbasen völlig umkleidet ist, wie ein Keil vorgetrieben erscheint, während die Blätter gleichsam zurückgeblieben sind. Die den Achseln der zweizeilig angeordneten Blattorgane entspringenden Seitenknospen sind

kräftig entwickelt und bereits in Spitzennähe sichtbar. Die Dorsiventralität des Rhizoms kommt schon äußerlich in seiner sproßbürtigen Bewurzelung zum Ausdruck, denn die Wurzeln gehören vorwiegend der Unterseite der Internodien an, während auf der Oberseite solche nur ganz vereinzelt entstehen, die dann deutlich schwächer sind. Sie durchbrechen die Rinde der Mutterachse bereits in unmittelbarer Nähe der Spitze, kräftigen sich sehr rasch, können sich kontrahieren und dadurch das Rhizom in den Untergrund hinabziehen und es dort fest verankern. Auch die jungen Seitentriebe sind bereits mit Wurzeln versehen.

Alle diese Merkmale sind merkwürdigerweise in der Literatur wenig beachtet worden, insbesondere fehlt bisher jegliche Analyse dieser Erscheinungen. Als erster ist IRMISCH (S. 173) mit einem Satze darauf eingegangen, in dem er zum Ausdruck bringt, daß die Pflanze „bei ihrem raschen Wachstum mit dem oft pflugscharartig vorgestreckten vorderen Ende ihrer (unbegrenzten) Grundachse den schlammigen Boden" durchfurcht. Später hat BUCHENAU (1889, S. 233) bei seiner Darstellung der Butomaceen in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" diese Beobachtung übernommen, denn dort findet sich für *Butomus* die Bemerkung „mit pflugscharförmiger Grundachse den Sumpfboden durchfurchend". An die Darstellung IRMISCHs hat auch RAUNKIAER (1895—1899, S. 1) mit einer kurzen Schilderung der Vegetationsorgane von *Butomus* angeknüpft, dessen Angaben wiederum von WOODHEAD und KIRCHNER (1908, S. 649) bestätigt und erweitert werden. HEGI (I, S. 158; 2. Aufl. S. 224) beschreibt das Rhizom lediglich als „horizontal, ziemlich dick", wobei er wiederum auf BUCHENAU (1903, S. 6) zu fußen scheint, der im „Pflanzenreich" die Beschreibung ‚rhizoma horizontale, crassum" gegeben hat. Im folgenden Abschnitt soll daher der Erscheinung näher nachgegangen werden.

III.

Den besten Einblick in die Bauverhältnisse der Sproßspitze gewährt ein medianer Längsschnitt (Abb. 2 und 3). Im Gegensatz zum Verhalten fast aller plagiotrop wachsenden Monokotylenachsen fällt daran sofort auf, daß der Vegetationskegel[1] nicht etwa die gerade Verlängerung der Rhizomachse bildet (wie es zu erwarten wäre), sondern daß er orthotrop orientiert ist und somit im Grunde gar nicht die äußerlich sichtbare Spitze des Rhizoms darstellt. Der Vegetationspunkt selbst erweist sich als eine flach gewölbte Kuppe, deren Wölbungsgrad allerdings im Verlauf eines Plastochrons Veränderungen unterworfen ist. Sein Bau erinnert stark an die Verhältnisse, die ECKARDT (1941, S. 293ff.) für

[1] Die in der neueren Literatur durchgeführte Trennung der Begriffe Vegetations*kegel* und Vegetations*punkt* hat sich bewährt. Über deren Anwendung vergleiche man die Anmerkung bei TROLL (1937, S. 182).

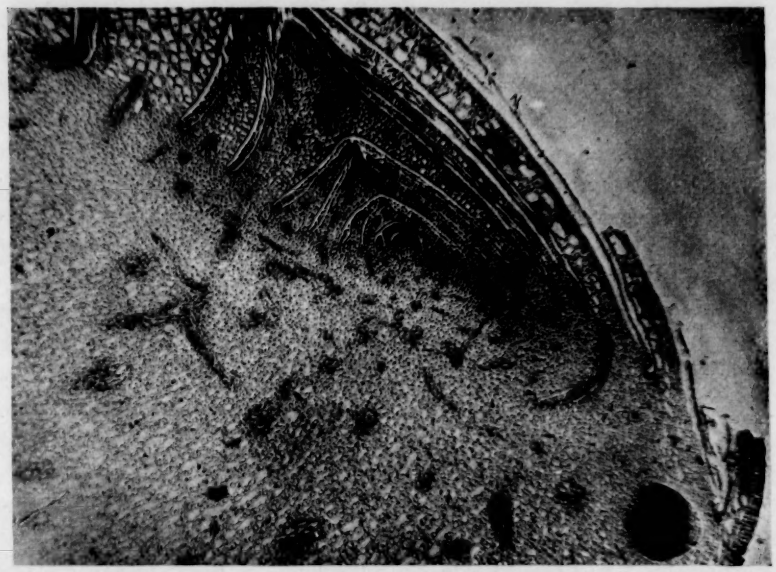

Abb. 2. *Butomus umbellatus.* Medianer Längsschnitt durch Rhizomspitze, obere Hälfte. Die orthotrope Orientierung des Vegetationskegels tritt deutlich hervor. Mikrophotographie.

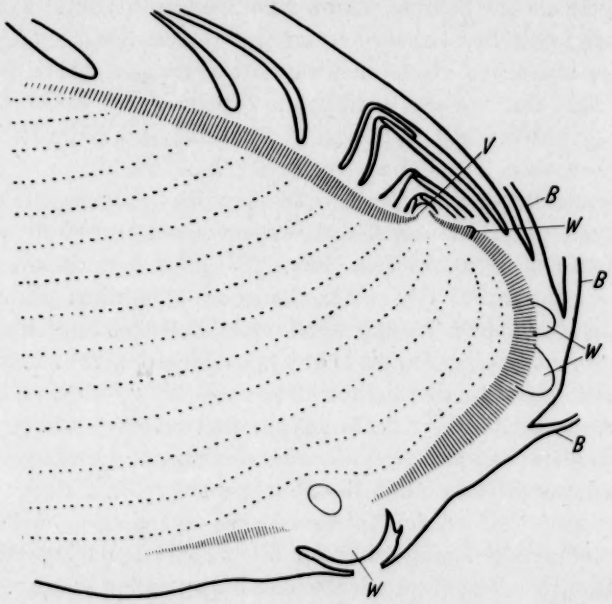

Abb. 3. *Butomus umbellatus.* Medianer Längsschnitt durch eine Rhizomspitze, schematisch. Der primäre Meristemmantel ist schraffiert wiedergegeben. Die bogenförmig verlaufenden gestrichelten Linien deuten den Verlauf der Interzellularzüge an. *V* Vegetationspunkt; *B* Blätter bzw. Blattansätze; *W* Wurzeln bzw. Wurzelanlagen.

Stratiotes aloides beschrieben und abgebildet hat, so daß sich ein nochmaliges Eingehen darauf erübrigt. Nur die Zahl der Tunicaschichten konnte nicht bestimmt festgelegt werden; manche Präparate zeigten deren zwei (ebenso wie bei *Stratiotes*), in anderen Fällen aber war mit Sicherheit nur eine Lage zu erkennen. Auch die ersten Wachstumsvorgänge, die zur Achsenverdickung führen, sowie die Ausgliederung der Blattprimordien erfolgen durchaus in derselben Weise. Während aber der zwischen den Blattansätzen und dem Zentralzylinder verlaufende primäre Meristemmantel bei *Stratiotes* völlig einheitlich arbeitet und es seiner Tätigkeit zuzuschreiben ist, daß der Vegetationspunkt in eine allseitig gleichmäßig vertiefte Scheitelgrube gerät, treten bei *Butomus* lokal Verschiedenheiten in der Teilungsintensität und in der Zellstreckung auf. Nach rückwärts werden die Blattansätze über das Niveau des Vegetationspunktes emporgehoben, was in erster Linie dadurch geschieht, daß die Zellen sich nicht nur in periklinaler sondern anfangs vor allem auch in antiklinaler Richtung stark strecken. Dabei scheinen die proximal gelegenen Zellwände von der Streckung stärker erfaßt zu werden als die spitzenwärts befindlichen, so daß schwach bogenförmig verlaufende Zellzüge zustande kommen. Der ganze Vorgang spiegelt sich auch klar in der Interzellularenbildung wieder. Schizogene Interzellularen treten schon frühzeitig im Gewebe unterhalb des Vegetationskegels als im Schnitt kleine rundliche Hohlräume auf, die sich jedoch rasch vergrößern, aber nicht im Sinne einer allseitigen Ausweitung, sondern es entstehen nach rückwärts-abwärts gerichtete verlängerte Spalten. Erst da, wo die antiklinale Zellstreckung aufhört oder zumindest gegenüber der periklinalen zurücktritt, sind sie in Richtung der Rhizomachse, also horizontal, erweitert (vgl. Abb. 2).

Anders verhält sich die nach außen gerichtete Gegenseite des Vegetationskegels. Auch hier ist der Meristemmantel unterhalb der Blattansätze deutlich nachzuweisen. Seine Tätigkeit auf dieser Seite hält aber nicht Schritt mit derjenigen des nach rückwärts gelegenen Abschnittes, insbesondere ist die antiklinale Zellstreckung begrenzt, so daß es hier nicht zu einer Emporhebung der Blattansätze kommen kann. Diese werden vielmehr durch Streckung der hier befindlichen Zellen der Sproßachse in tangentialer Richtung zunehmend nach unten verlagert, bis sie schließlich ganz auf die Unterseite des Rhizoms zu liegen kommen. Auch auf dieser Seite werden die Wachtumsvorgänge durch das Auftreten und den Verlauf der Interzellularen angedeutet (Abb. 3).

Die zunehmende Verlagerung der distalen Teile der Blattbasen auf die Rhizomunterseite geht auch aus der Figurenfolge in Abb. 4 hervor. Die Blätter werden streng distich angelegt und umfassen mit ihrem scheidigen Grunde die gesamte Sproßachse. Während aber die jüngsten Anlagen noch völlig horizontal inseriert sind, verläuft die Insertion der

älteren Blätter infolge der geschilderten Wachstumsvorgänge mehr und mehr über die Rhizomunterseite. Schließlich reißt der scheidige Blattgrund, obwohl er an seiner Basis verhältnismäßig lange fortzuwachsen vermag, unter dem Druck der vordringenden Rhizomspitze auf, so daß das in Abb. 1 gezeigte Bild entsteht. Der Blattgrund der älteren Blätter ist es auch, der das gerade Auswachsen der nachfolgenden Blattorgane verhindert. Diese werden vielmehr durch die von jenen gebildete Kappe

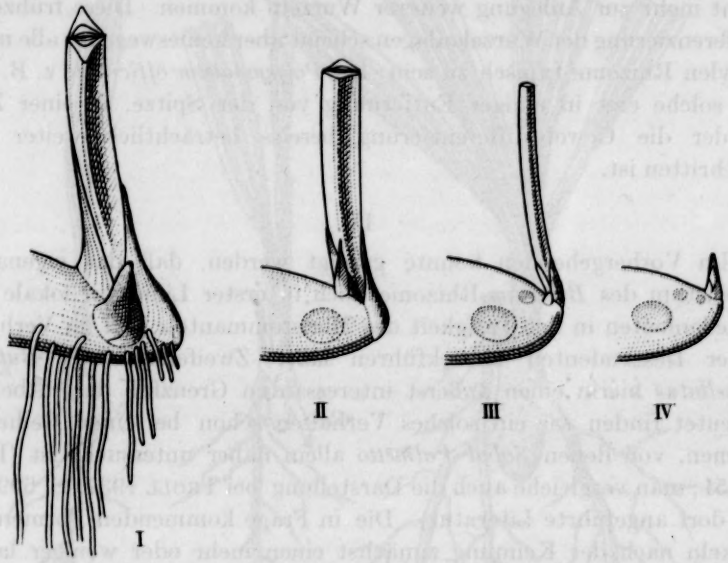

Abb. 4. *Butomus umbellatus*. I—IV Rhizomspitzen, zunehmend entblättert. Zwischen je zwei der dargestellten Stadien sind mindestens 2 Blätter entfernt. $^1/_2$ nat. Größe.

mit ihrem Grunde an den Achsenkörper angepreßt und können sich so erst in einiger Entfernung von der Spitze entfalten. Dieser Umstand trägt wesentlich zu dem „pflugscharförmigen" Aussehen des Rhizoms bei. Die Anlegung der Achselknospen erfolgt sehr frühzeitig. In ihren jüngsten Stadien zeigen sie das differenzierte Wachstum noch nicht, gehen aber bei ihrer Weiterentwicklung sehr bald dazu über.

Größeres Interesse beansprucht schließlich noch die Bildung der sproßbürtigen Wurzeln. Die jüngsten Wurzelanlagen finden sich schon nahe am Vegetationskegel, und zwar erfolgt ihre Bildung aus der kambialen Zone des distal gelegenen Teiles des Meristemmantels, wie es aus Abb. 2 und 3 deutlich hervorgeht, die drei derartige Wurzelanlagen zeigen, eine sehr junge und zwei etwas ältere, während im unteren Teil des Bildes (Abb. 3) der Zentralzylinder einer schräg auswachsenden Wurzel getroffen ist. Damit haben wir einen Fall ausgeprägter Homorhizie vor uns, wie er bei den Allorhizophyten[1] nur selten verwirklicht ist, indem nämlich die

[1] Uber diesen Begriff vgl. Troll (1937, S. 178).

sproßbürtigen Wurzeln bereits angelegt werden, bevor es zu einer Differenzierung des Sproßscheitels gekommen ist. Doch ist Ähnliches schon bei einigen anderen Monokotylen beobachtet worden, so von A. ARBER (1914) und ECKARDT (S. 299) bei *Stratiotes*. HELM (1936) weist für *Galanthus nivalis* darauf hin, daß die Meristemzone zugleich die Bildungsstätte der homorhizen Wurzeln darstellt. Wo die Tätigkeit, d. h. die Teilungsfähigkeit des Meristemmantels erlischt, kann es naturgemäß nicht mehr zur Anlegung weiterer Wurzeln kommen. Diese frühzeitige Differenzierung der Wurzelanlagen scheint aber keineswegs für alle monokotylen Rhizome typisch zu sein; bei *Polygonatum officinale* z. B. fand ich solche erst in einiger Entfernung von der Spitze, in einer Zone, in der die Gewebedifferenzierung bereits beträchtlich weiter fortgeschritten ist.

IV.

Im Vorhergehenden konnte gezeigt werden, daß das eigenartige Wachstum des *Butomus*-Rhizomes sich in erster Linie auf lokale Verschiedenheiten in der Tätigkeit des Meristemmantels und im Verhalten seiner Deszendenten zurückführen läßt. Zweifellos stellt *Butomus umbellatus* hierin einen äußerst interessanten Grenzfall dar. Aber angedeutet finden wir ein solches Verhalten schon bei einer Reihe von Palmen, von denen *Sabal Palmetto* allein näher untersucht ist (HELM S. 351; man vergleiche auch die Darstellung bei TROLL 1937, S. 699 und die dort angeführte Literatur). Die in Frage kommenden Formen entwickeln nach der Keimung zunächst einen mehr oder weniger langen dorsiventralen, plagiotrop im Boden wachsenden Achsenabschnitt, der nach genügender Erstarkung zu orthotropem Wachstum übergeht und nun den aufrechten, radiären Stamm bildet. Der plagiotrope Sproßkörper wächst sogar schräg abwärts in den Boden hinein, so daß er hernach mit dem Stamm ein hakenartiges Aussehen ergibt. Interessant ist es aber, daß auch hier am rhizomartigen Achsenteil der Vegetationspunkt selbst stets orthotrop orientiert ist. Wir haben also den bemerkenswerten Fall vor uns, daß ein Achsenkörper mit aufrechtem Vegetationskegel dennoch, wenigstens vorübergehend, abwärts wächst. Dabei kommt das Spitzen- und Erstarkungswachstum in diesem Abschnitt nach den Ausführungen HELMs auf eine Weise zustande, die mit der für *Butomus* geschilderten vergleichbar ist. Während aber bei den Palmen nach der Erstarkungsphase der auswärts gelegene Teil der Meristemzone sich in seiner Tätigkeit dem rückwärts gerichteten angleicht, wodurch eine gleichmäßig gehöhlte Scheitelgrube entsteht, bleibt beim *Butomus*-Rhizom die ursprüngliche Tätigkeit und damit die ursprüngliche Wuchsrichtung zeitlebens erhalten. Schwer durchschaubar sind die Keimungsstadien der oben genannten Palmen, von denen einige (von *Sabal*

Adansonii) in Abb. 5 dargestellt sind. Sie werden aber verständlich, wenn wir das Vorhergehende berücksichtigen. Sie zeigen nämlich die

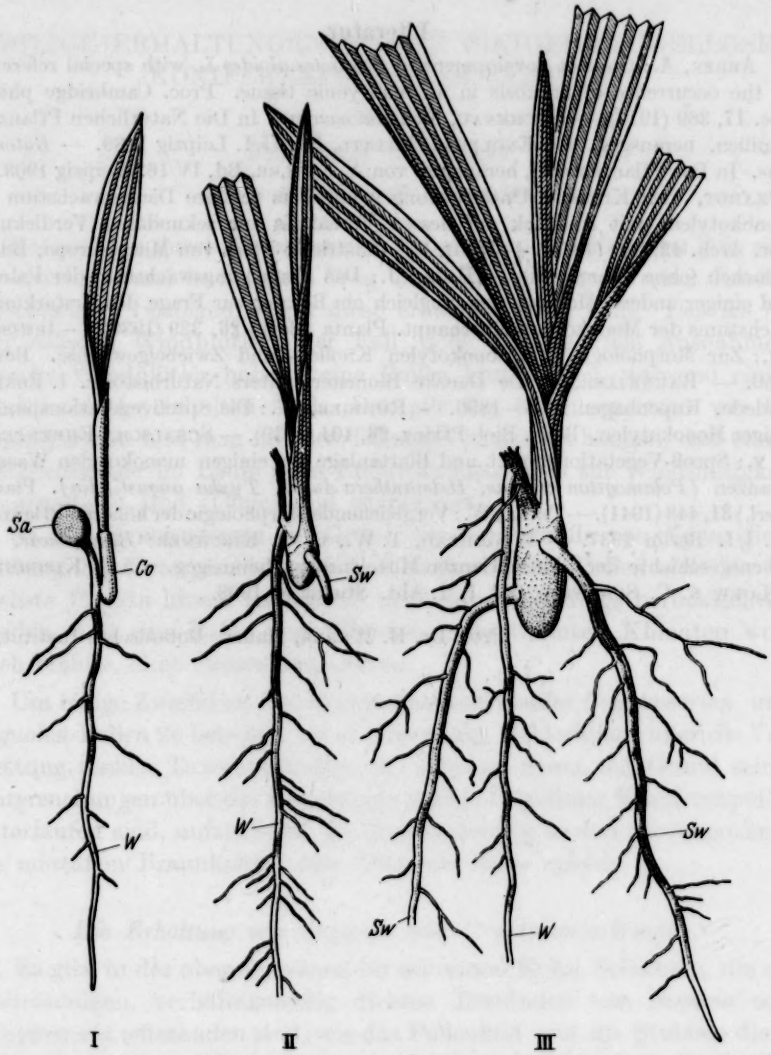

Abb. 5. *Sabal Adansonii*. I—III verschiedenaltrige Keimpflanzen. *Sa* Samen; *Co* Kotyledonarscheide; *W* Primärwurzel; *Sw* sproßbürtige Wurzeln. I $^1/_2$, II—III $^1/_4$ nat. Größe.

Anfänge einer Rhizombildung, die derjenigen von *Butomus* entspricht. Der orthotrope Vegetationskegel ist jeweils im unteren vorderen Teil des absteigenden Zuwachses zu suchen, während die gesamte Spitze von den Scheidenteilen der älteren Blätter (in I von der Kotyledonarscheide) umgeben ist. Gleichzeitig mit der Rhizomentwicklung erfolgt die

Anlegung sproßbürtiger Wurzeln, deren erste hier bereits eine kräftige Ausbildung zeigen.

Literatur.

ARBER, A.: On root development in *Stratiotes aloides* L. with special reference to the occurrence of amitosis in an embryonic tissue. Proc. Cambridge philos. Soc. **17**, 369 (1914). — BUCHENAU, FR.: *Butomaceae*. In Die Natürlichen Pflanzenfamilien, herausgeg. von ENGLER u. PRANTL, Bd. II/1. Leipzig 1889. — *Butomaceae*. In Das Pflanzenreich, herausgeg. von A. ENGLER, Bd. IV/16. Leipzig 1903. — ECKARDT, TH.: Kritische Untersuchungen über das primäre Dickenwachstum bei Monokotylen, mit Ausblick auf dessen Verhältnis zur sekundären Verdickung. Bot. Arch. **42**, 289 (1941). — HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 1. München (ohne Jahreszahl). — HELM, J.: Das Erstarkungswachstum der Palmen und einiger anderer Monokotylen, zugleich ein Beitrag zur Frage des Erstarkungswachstums der Monokotylen überhaupt. Planta (Berl.) **26**, 329 (1936). — IRMISCH, TH.: Zur Morphologie der monokotylen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850. — RAUNKIAER, C.: De Danske Blomsterplanters Naturhistorie. I. Enkimbladede. Kopenhagen 1895—1899. — RÜDIGER, W.: Die Sproßvegetationspunkte einiger Monokotylen. Beitr. Biol. Pflanz. **26**, 404 (1939). — SCHALSCHA-EHRENFELD, M. v.: Sproß-Vegetationspunkt und Blattanlage bei einigen monokotylen Wasserpflanzen (*Potamogeton crispus*, *Heteranthera dubia*, *Typha angustifolia*). Planta (Berl.) **31**, 448 (1941). — TROLL, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. I/1. Berlin 1937. — WOODHEAD, T. W., u. O. KIRCHNER: *Butomaceae*. In Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, herausgeg. von O. KIRCHNER, E. LOEW u. C. SCHRÖTER, Bd. I, 1. Abt. Stuttgart 1908.

Prof. Dr. H. WEBER, Mainz, Botanisches Institut.

Planta, Bd. 38, S. 205—208 (1950).

KOHLIGE ERHALTUNGSZUSTÄNDE EINIGER FLÜGELLOSER KONIFERENPOLLEN IM TERTIÄR.

Von

FRIEDRICH THIERGART.

(Eingegangen am 20. August 1949.)

Genauer als durch die selteneren botanischen Großfossilien läßt sich der vertikale und horizontale Weg einer Pflanze durch seine fossilen Pollenexinen verfolgen, wenn diese erhaltungsfähig sind. Das ist bei den meisten Windblütlern der Fall, doch gibt es viele Ausnahmen. Manche Windblütler haben keine Pollen hinterlassen, während einige Insektenblütler erhalten sind. Das gilt für Gymnospermen wie für Angiospermen und mag mit der Tatsache zusammenhängen, daß einige Insektenblütler im Laufe ihres Entwicklungsganges zur Windblütigkeit übergegangen sind (Ulme) und umgekehrt.

So läßt KIRCHHEIMER auf Grund der Samenfunde von *Nyssa* diese Gattung im Unterpliozän erlöschen, während der Pollen sich bis ins höchste Pliozän hinein findet. Es muß dabei allerdings berücksichtigt werden, daß eine Reihe von Pflanzen in bestimmten Klimaten wohl noch blühen, ohne Samen anzusetzen.

Um einige Zweifel an der Bestimmbarkeit fossiler *Cryptomerien-* und *Sequoien*-Pollen zu beheben, ist es notwendig, Fehlschlüsse über die Verbreitung fossiler Taxodieenpollen, die MÜLLER-STOLL auf Grund seiner Untersuchungen über die Keimungsvorgänge flügelloser Koniferenpollen unterlaufen sind, aufzuklären, da diese zeitweilig in den oberoligozänen bis miozänen Braunkohlen eine führende Rolle spielen.

Die Erhaltung von Sequoia- und Cryptomeria-Exinen.

Es gibt in der oberoligozänen bis miozänen Kohle Schichten, die aus weiträumigen, verhältnismäßig dichten Beständen von *Sequoia* oder *Cryptomeria* entstanden sind, wie das Pollenbild und die Stubben dieser Schichten zeigen. Wir können seit Jahren mit Sicherheit die fossilen Exinen des Pollens von *Cryptomeria* und *Sequoia* bestimmen. Sie sind in den meisten unserer Braunkohlenvorkommen ebensogut erhalten wie der *Pinus*-Pollen. Nicht abzugrenzen ist die Zugehörigkeit zu *Sequoia* einerseits und zu *Cryptomeria* andererseits. In meiner Sammlung finden sich Präparate aus verschiedenen Kohlen, die je Präparat mehrere Tausend Pollenexinen enthalten, bei denen die Zugehörigkeit zu *Cryptomeria* oder *Sequoia* keinem Zweifel unterliegt. Die Exinen sind nicht

aufgeplatzt, sondern völlig unverletzt. Angesichts dieser Tatsache ist es nicht verständlich, daß MÜLLER-STOLL (S. 639) den hohen Anteil dieser Formen bezweifelt. Ich kann diesen Zweifel nur so deuten, daß MÜLLER-STOLL bei seinen Überlegungen von einer falschen Voraussetzung ausgeht. Er sagt auf der gleichen Seite:

„Allerdings platzen nicht alle Pollenkörner bei Berührung mit Feuchtigkeit, so daß auch intakte Exinen in die Ablagerungen gelangen, doch stellen diese sicher nur einen kleinen Teil des wirklichen Anfluges an Blütenstaub dar; bei einem beträchtlichen Teil dürfte der Erhaltungszustand eine Bestimmung nicht zulassen."

In diesem Satz dürfte mancher Fehler aus der Tatsache resultieren, daß dem Verfasser fossiles Material kaum vorgelegen haben kann. Ich spreche zunächst nur vom *Cryptomeria*- und *Sequoia*-Pollen und nicht vom „Taxodiaceenpollen". Ferner habe ich nicht die Absicht, hier Keimungsvorgänge näher zu erörtern, sondern lediglich die Tatsachen anzuführen, die geeignet sind, scheinbare Differenzen zwischen rezentem und fossilem Material aufzuklären:

MÜLLER-STOLL stellt fest, daß der größte Teil der Taxodiaceenpollen platzt und ein kleiner Teil nicht platzt. Nur dieser kleine Teil wäre nach MÜLLER-STOLL allenfalls bestimmbar. Dazu ist zu sagen, daß in Braunkohlenpräparaten mit fast 100% unbeschädigter *Sequoia*-Exinen (bzw. *Cryptomeria*), erkennbar an der Ligula, irgendwelche Reste (ein sog. unbestimmbarer Anteil) auftreten müßten, die auf aufgeplatzte und kollabierte Formen hindeuten. Das ist aber nicht der Fall. Es treten keine unbestimmbaren Exinenfetzen auf, sondern durchschnittlich 1—2% aufgeplatzter Formen (Poll. hiatus R. Pot.). Nach MÜLLER-STOLL müßte das Verhältnis ein umgekehrtes sein. Wie verhält es sich nun mit dieser Diskrepanz? Ich überlasse den Beweis für die Richtigkeit folgender Überlegung den Biologen: Bei der Massenproduktion von Pollen dieser Gattungen fällt naturgemäß nur der kleinste Teil dorthin, wohin er bestimmt ist, auf die Narbe. Dort sind durch die Narbenfeuchtigkeit die Verhältnisse gegeben, die ein Aufplatzen und Austreten des Inhalts bewirken. Das Verhältnis dieser bevorzugten zu denen, die diesen Bestimmungsort nicht erreichen, ist kaum annähernd anzugeben. Es dürfte aber bei den vorliegenden Gattungen mit einem Verhältnis von eins zu einer sechsstelligen Zahl zu rechnen sein. Auf eine Null mehr oder weniger kommt es hier nicht an. Die Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens bewirken bei dem ungeheueren Prozentsatz, der den Boden erreicht, möglicherweise dreierlei:

1. Der Pollen kann, wenn er lange dem Luftsauerstoff ausgesetzt bleibt, inklusive Inhalt und Exine verfaulen. Ob er vorher platzt oder nicht, interessiert nicht, da nichts erhalten bleibt.

2. Der Pollen erreicht feuchte sauerstoffarme Medien und bleibt erhalten. Dabei gibt es zwei Möglichkeiten, die von der Natur des Einbettungsmediums abhängen:

a) Das Medium ist Moorwasser und huminsäurehaltig. Der Erfolg wäre wahrscheinlich eine Zerstörung des Inhalts. Ein Aufplatzen ist dann, da ja der Druck des Plasmas verschwindet, unmöglich und die Exine wird so eingebettet, wie sie uns fossil bei *Cryptomeria* und *Sequoia* weitaus vorwiegend entgegentritt; oder:

b) Das Medium ist Regenwasser oder eine für die Quellung günstige Flüssigkeit; dann platzt der Pollen auf. In diesem Falle ist es jedoch erforderlich, daß bald nach dem Aufplatzen die Exine in ein für die Erhaltung geeignetes Medium gelangt.

Der Pollen von *Sequoia* und *Cryptomeria* platzt, wenn überhaupt, dann nach meinen Erfahrungen immer regelmäßig zweiklappig auf, nicht unregelmäßig wie etwa bei *Taxus*. Die Exine ist so zäh, daß fast niemals völlig auseinandergerissene Teile gefunden werden, sondern immer nur die „Hiatusform" im Gegensatz zur *Taxus* Exine.

Man wird sich aus dem Vorhergehenden erklären können, daß der Fall 2b der seltenere sein wird, wie es die tatsächlichen fossilen Verhältnisse beweisen, und man wird sich nicht wundern, daß die Exinen von *Cryptomeria und Sequoia* unverletzt erscheinen, wenn man überlegt, daß das Gros der überlieferten Exinen durch Einbettung nach 2a erhalten bleibt.

Die Gattung Taxodium und die übrigen weniger typischen Exinen der Taxodiaceen.

Müller-Stoll gibt ferner an, daß *Taxodium*-Pollen von Lewis und Cocke (1929) und Sears und Couch (1932) in amerikanischen *Taxodium*-Mooren nicht nachweisbar wären. Er verfällt dabei in den alten Fehler, die Dismal Swamps als die Ursprungsmoore unserer Braunkohlenwälder anzusehen. Zunächst ist nicht sicher, ob der *Taxodium*-Pollen damals bekannt war. Er ist schwerer bestimmbar als der Pollen von *Cryptomeria* und *Sequoia* und kann wesentlich leichter mit anderen Pollen verwechselt werden. Die *Taxodium*-Moore sind nur bedingt „Braunkohlenmoore", deshalb ist es nicht verwunderlich, daß der *Taxodium*-Pollen nicht oder nicht sicher in der Braunkohle nachgewiesen ist. Es gibt in der Braunkohle eine Pollenform ohne „Pore" und ohne Papille, die die Dicke der Exine, die Größe und Form mit dem *Sequoia*-Pollen gemeinsam hat. Diese Form kann mit Vorsicht hierhergestellt werden, da sie sich von Taxaceen und Cupressineenpollen gut unterscheidet. Es gibt ferner eine Form, die gleichfalls Größe, Gestalt und Exinendicke des *Sequoia*-Pollens und eine scheinbare „Pore" (vielleicht keine Keimpore, mit keiner oder sehr kurzer Ligula) besitzt und

sicher zu den Taxodieen gehört. Die beiden letzten Formen sind ungleich seltener als die Formen mit mehr oder minder langer Papille. Ob sie zu *Taxodium* gehören, will ich nicht entscheiden. Sie würden aber, da sie relativ selten sind, das Bild des sicheren Taxodiaceenanteils kaum verschieben, wohl aber das Vorkommen der Gattung *Taxodium* in Frage stellen. Mit den Exinen der Taxodiaceen und Cupressaceen können diese Formen nicht verwechselt werden.

Pollenites magnus dubius R. Pot.

Falls Pollen der Taxaceen und Cupressaceen erhalten sind, müssen sie in meinen Arbeiten unter der klassischen Bezeichnung R. POTONIÉs: „*Poll. magnus dubius*" gesucht werden. Nur für diese gilt der Zweifel MÜLLER-STOLLs und seiner Vorgänger, sie wären überhaupt keine Pollenhäute. Wer längere Zeit pollenanalytisch im Tertiär gearbeitet hat, wird diesen Zweifel nicht teilen, da sie sich chemisch und botanisch wie besser bestimmbare Exinen verhalten.

Zusammenfassung.

Es wird ein Überblick über die leicht zu unterscheidenden Pollen der Gattungen *Sequoia* und *Cryptomeria* gegenüber der Gattung *Taxodium* und einiger Taxaceen gegeben. Vorgänge bei der Einbettung dieser Pollen, die zu den verschiedenen Erhaltungszuständen führen, werden erläutert.

Literatur.

KIRCHHEIMER, FR.: Die Laubgewächsflora Mitteleuropas vor dem Erscheinen des Menschen. Z. Naturforschg **2b**, 152 (1947). — MÜLLER-STOLL, W. R.: Planta (Berl.) **35**, 601 (1948). — THIERGART, F.: Die Mikropaläontologie als Pollenanalyse im Dienst der Braunkohlenforschung. Stuttgart 1940.

Dr. F. THIERGART, (1) Berlin-Frohnau, Ludolfinger Platz 2.

Planta, Bd. 38, S. 209—212 (1950).

Aus dem Botanischen Institut Potsdam.

BEMERKUNGEN ZUR QUANTITATIVEN POLLENANALYSE TERTIÄRER ABLAGERUNGEN.

(Erwiderung an Fr. Thiergart.)

Von

Wolfgang R. Müller-Stoll.

(Eingegangen am 22. November 1949.)

Die gegen einige Bemerkungen in meiner kürzlich in dieser Zeitschrift veröffentlichten Arbeit über flügellose Koniferenpollen (Müller-Stoll 1948, S 638f.) gerichtete Polemik von Thiergart (1950, vgl. die vorausgehende Mitteilung) läßt eine Erwiderung als notwendig erscheinen. Es kommt dabei vor allem darauf an, einige Mißdeutungen meiner früheren Ausführungen durch Thiergart richtigzustellen.

Zunächst muß festgestellt werden, daß ich mich in der oben erwähnten Arbeit keineswegs zur Frage der „Verbreitung fossiler Taxodieenpollen" geäußert habe; meine kritischen Bemerkungen bezogen sich vielmehr auf den Grad ihrer Erhaltungsfähigkeit. Thiergart schreibt diesen Pollen unter normalen Einbettungsbedingungen gewissermaßen eine unbeschränkte Erhaltungsfähigkeit zu; wir suchen jedenfalls in seinen Arbeiten vergeblich nach einschränkenden Hinweisen. Auf Grund des Verhaltens der lebendfrischen Pollenkörner dieser Pflanzengruppe kann die Auffassung Thiergarts, die er auch in der vorausgehenden Mitteilung wieder zum Ausdruck bringt, nicht unwidersprochen bleiben.

In meiner von Thiergart kritisierten Arbeit habe ich hervorgehoben, daß Taxodiaceenpollen, soweit es sich um Formen mit ausgeprägter Membranpapille handelt, fossil durchaus bestimmbar sein kann; worauf sich meine beiläufigen Bemerkungen in meiner Arbeit, die im übrigen ganz andere Fragen zum Gegenstand hatte, bezogen, war allein die Beurteilung der Mengenverhältnisse bei quantitativer Auswertung angesichts des besonderen Verhaltens dieser Pollenformen, sobald sie mit Feuchtigkeit in Berührung kommen. Thiergart ist im Irrtum, wenn er annimmt, daß in humussäurehaltigem Moorwasser die frischen Pollenkörner sich wesentlich anders verhalten als in Regenwasser oder in der Bestäubungsflüssigkeit der weiblichen Organe. Die Pollenexinen werden dabei ebenso gesprengt wie in jeder beliebigen wäßrigen Lösung. Damit läßt sich also die von Thiergart behauptete gute Erhaltungsfähigkeit und der angeblich sehr geringe Anteil an geplatzten Körnern bei mutmaßlichen Pollen von *Sequoia* oder *Cryptomeria* in manchen

Braunkohlenschichten nicht verständlich machen. Die Sprengung der Exinen, jedenfalls bei einem großen Teil der Körner, könnte nur unterbleiben, wenn diese lange Zeit völlig trocken liegen; nur dann platzen die Körner nicht in so großer Zahl. Ob dies jedoch hinsichtlich der Braunkohlenmoore möglich erscheint, sei dahingestellt. Ich möchte eher annehmen, daß nur ein kleiner Teil der Körner bei der Einbettung intakt bleibt — der Teil, der auch bei Untersuchung des frischen Pollens nicht platzt und in physiologischer Hinsicht funktionsunfähig ist — und die geplatzten Exinen später nur noch zum kleinsten Teil als solche wieder erkannt werden. Nur so läßt sich meines Erachtens THIERGARTs Angabe, daß geplatzte Körner (Erhaltungsform „*hiatus*") nur in geringen Prozentsätzen vertreten sind, verstehen.

Im übrigen scheint die Bestimmbarkeit der flügellosen Koniferenpollen unter Einschluß der Taxodiaceen durchaus nicht so außer Zweifel zu stehen, wie es jetzt THIERGART mit seiner Bemerkung: „Wir können seit Jahren mit Sicherheit die fossilen Exinen des Pollens von *Cryptomeria* und *Sequoia* bestimmen", glaubhaft zu machen versucht. Sein eigenes Zeugnis steht dagegen, denn 1940 schreibt er auf Seite 27: „Den Hauptteil (der flügellosen Koniferenpollen, d. Verf.) scheinen wenigstens im mittleren Tertiär die Taxodieen zu liefern, doch ist nicht immer die Keimpore (gemeint ist die Ansatzstelle der Membranpapille, d. Verf.) zu erkennen, so daß *Juniperus*, *Taxus*, *Cupressus* u. a., falls fossilisierbar, in Frage kommen". Ich möchte noch anfügen, daß die von THIERGART für die Taxodiaceen in Anspruch genommene Membranpapille auch bei der Taxaceengattung *Torreya* vorkommt. Von dieser Gattung sind Makrofossilien aus dem deutschen Tertiär bekannt, so daß auch mit hierhergehörigen Pollenkörnern zu rechnen ist. Trotz allem soll keineswegs bestritten werden, daß ein großer Teil der mutmaßlichen *Sequoia*-Pollen THIERGARTs tatsächlich von dieser Gattung abstammt; dazu zwingt das massenhafte Vorkommen von Makrofossilien, insbesondere von Holzresten von *Sequoia* in den Braunkohlenlagern. Andererseits muß jedoch gegen die Eindeutigkeit, mit der THIERGART eine quantitative Auswertung des Pollenbestandes durchzuführen versucht, Stellung genommen werden. Die hierhergehörigen Pollenformen sind, wie auch THIERGART eingestehen muß, in fossilem Zustand nicht leicht zu erkennen, und in zahlreichen Grenzfällen dürfte eine sichere Zuweisung ausgeschlossen sein. Man braucht nur THIERGARTs Mikrophotographien in seinem Buch von 1940 zu betrachten, um sich von dem wenig charakteristischen Aussehen der hierher gezogenen Reste zu überzeugen.

Wenn ein so verläßlicher und kritischer Beobachter wie K. RUDOLPH (1935, S. 260) auf Grund seines langjährigen Studiums von fossilen und subfossilen Pollenformen zu dem Schluß gekommen ist, daß flügel-

loser Koniferenpollen aus der Gruppe der Taxodiaceen, Cupressaceen und Taxaceen, wenn überhaupt, so nur mit großer Schwierigkeit in fossilem Zustand erfaßt werden kann, so bedeutet dies, daß sich spätere Untersucher unter allen Umständen mit dieser Auffassung auseinandersetzen müssen und zu besonders sorgfältiger Prüfung aller Umstände Anlaß haben. Eine diesbezügliche Darlegung sucht man jedoch in der entscheidenden Veröffentlichung THIERGARTs vergebens. Ebenso ging er nicht auf die Befunde amerikanischer Autoren ein, die in rezenten *Taxodium*-Sümpfen (dismal swamps) keinen *Taxodium*-Pollen gefunden haben. Wenn ich in meiner Arbeit auf diesen Umstand hinzuweisen für erforderlich hielt, so kann man daraus doch wohl kaum die Folgerung ziehen, daß ich die „dismal swamps" den tertiären Braunkohlenmooren gleichsetze. Es ist mir so gut wie THIERGART bekannt, daß man heute bezüglich der Genese der Braunkohlenlager nicht mehr an der alten swamp-Theorie festhält. Was die Erhaltungsfähigkeit des *Taxodium*-Pollens anbetrifft, können uns jedoch Untersuchungen an heutigen *Taxodium*-Sümpfen durchaus Anhaltspunkte geben. Ich glaube, daß sich die von THIERGART so beharrlich verfochtene Auffassung unschwer dadurch klären läßt, daß man das Schicksal des Pollenniederschlags in heutigen *Taxodium*-, *Sequoia*- oder *Cryptomeria*-Wäldern prüft.

Hier darf nicht unterlassen werden, eine grundsätzliche Bemerkung zur Frage der Pollenanalyse tertiärer Ablagerungen anzufügen. Bei THIERGART vermißt man ein genügendes Eingehen auf die Frage der Erhaltungsfähigkeit und der Erhaltungszustände der Pollenkörner in ihrer Bedeutung für die Pollenbestimmung und die Zusammensetzung der erfaßten Pollenspektren; das diesbezügliche, keineswegs geringe Schrifttum wird kaum erwähnt, geschweige denn ausgewertet. Das von THIERGART hauptsächlich verfolgte Ziel einer Nutzbarmachung des Pollenbildes für die Altersbeurteilung der tertiären Ablagerungen könnte dadurch nur gefördert werden. Wenn es für die stratigraphische Diagnostik auch weniger von Belang ist, mit welcher Genauigkeit die Pollenspektren die ursprüngliche Florenzusammensetzung widerspiegeln, so ist doch von manchen anderen Gesichtspunkten aus betrachtet die Frage nach den qualitativen und quantitativen Veränderungen des Pollengehaltes durch selektive Zerstörung von unmittelbarem Interesse.

Die Einstellung THIERGARTs dieser Frage gegenüber ist um so weniger zu verstehen, als sich schon verschiedene Pollenforscher angelegentlich damit beschäftigt haben. Insbesondere werden die zahlreichen Arbeiten KIRCHHEIMERs über den Pollengehalt der Braunkohlen (vgl. 1935, 1938) bei THIERGART (1940) weder im Text noch im Literaturverzeichnis angeführt. Wem bekannt ist, wie sich jener Autor in verschiedenen Mitteilungen gerade um die Klarstellung dieser Frage bemüht hat und immer wieder auf die Wichtigkeit einer Berücksichtigung der

Korrosions- und Destruktionserscheinungen bei fossilen Pollen aufmerksam machte, dem muß das Übergehen seiner Arbeiten in der Thiergartschen Schrift, die sich an einen größeren Leserkreis wendet und das bis dahin auf diesem Forschungszweig Erreichte zusammenzufassen versucht, zum mindesten merkwürdig erscheinen. Der von R. Potonié eingeleitete und von Thiergart fortgesetzte Versuch einer Gesamtinventur der Pollenformen der deutschen Braunkohlen soll in seiner Bedeutung keineswegs geschmälert werden. Es kann jedoch nicht angehen, daß die kritischen Einwände anderer Pollenforscher gegen methodische Dinge einfach übergangen werden. Nicht allein Kirchheimer, sondern auch führende ausländische Autoren wie Wodehouse (1933) haben sich hierzu geäußert. Wenn ich in meiner von Thiergart angegriffenen Arbeit in diesem Zusammenhang ebenfalls einige Bemerkungen gemacht habe, so schien mir dies deshalb nötig, weil die Vernachlässigung biologischer Gesichtspunkte bei mikropaläontologischen Arbeiten bedenklich erscheint. Es würde hier zu weit führen, die Frage in Ausführlichkeit zu behandeln. Soviel muß jedoch festgestellt werden, daß die Befunde bei rezenten flügellosen Koniferenpollen dazu zwingen, vor einer vorbehaltlosen quantitativen Auswertung hierher gezogener Reste aus vorzeitlichen Ablagerungen zu warnen.

Zusammenfassung.

Die vorbehaltlose quantitative Auswertung mutmaßlicher Taxodiaceenpollen aus kohligen Ablagerungen des Tertiärs durch Thiergart ist mit dem Verhalten des lebendfrischen Pollens dieser Art nicht in Einklang zu bringen. Da diese Pollenkörner die Eigenschaft besitzen, durch einen besonderen Quellmechanismus der Intine zu platzen und die Exinen abzustreifen, sobald sie mit Feuchtigkeit in Berührung kommen, kann nur ein kleiner Teil des erzeugten Blütenstaubes in intaktem Zustand zur Einbettung gelangen.

Literatur.

Kirchheimer, F.: Die Korrosion des Pollens. Beih. Bot. Cbl. A. **53**, 398 (1935). — Bemerkungen über die botanische Zugehörigkeit von Pollenformen aus den Braunkohlenschichten. Planta (Berl.) **28**, 1 (1938). — Müller-Stoll, W.: Zytomorphologische Studien am Pollen von *Taxus baccata* L. und anderen Koniferen. Planta (Berl.) **35**, 601 (1948). — Rudolph, K.: Mikrofloristische Untersuchung tertiärer Ablagerungen im nördlichen Böhmen. Beih. Bot. Cbl. B. **54**, 244 (1935). — Thiergart, Fr.: Die Mikropaläontologie als Pollenanalyse im Dienst der Braunkohlenforschung. Stuttgart 1940. — Kohlige Erhaltungszustände einiger flügelloser Koniferenpollen im Tertiär. Planta (Berl.) **38**, 205 (1950). — Wodehouse, R. P.: Tertiary Pollen. II. Pollen of the Green River oil shales. Bull. Torrey bot. Club **60**, 479 (1933).

Prof. Dr. W. Müller-Stoll, (2) Potsdam-Sanssouci, Botanisches Institut.

Planta, Bd. 38, S. 213—232 (1950).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Münster i. Westf.

ÜBER DEN WUCHSSTOFF-HEMMSTOFFGEHALT GESUNDER UND ABBAUKRANKER KARTOFFELKNOLLEN.

Von

ELSE MEYER.

Mit 13 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. November 1949.)

I. Einleitung.

Bereits 1943 gaben SÖDING-KÖHLER-FUNKE in ihrer Arbeit über den Wuchsstoffgehalt abbaukranker Kartoffeln an, daß der in der Kartoffelknolle vorkommende Wuchsstoff nicht einheitlicher Natur ist, sondern aus Wuchs- und Hemmstoffen besteht. 1944 war es FUNKE-SÖDING gelungen, außer dem bekannten Wuchsstoff Auxin a, einen mit dem sog. inaktiven Wuchsstoff der Literatur identischen Hemmstoff, das „Antiauxin", in der gesunden Kartoffelknolle mittels besonderer Testverfahren nachzuweisen (veröffentlicht 1948).

Das Antiauxin hat eine unmittelbar hemmende Wirkung auf das Pflanzenwachstum, es stellt in Wachstum und Ruhe den Gegenspieler zum Auxin a dar. Es kann von der Pflanze in Auxin a umgewandelt werden und umgekehrt. Gekennzeichnet ist das Antiauxin durch sein chemisch gegensätzliches Verhalten zum Auxin a: es ist beständig gegen die Oxydation mit Wasserstoffsuperoxyd, empfindlich gegen Behandlung mit Säuren.

Nach FUNKE-SÖDING soll dieses Antiauxin in der gesunden Knolle in größerer Menge vorhanden sein als das Auxin.

Ob außer diesem einen Hemmstoff noch ein weiterer in der gesunden Knolle vorhanden ist, wie in der Literatur vermutet wird, konnte bislang mit Sicherheit nicht festgestellt werden.

Durch die Untersuchungen von JAHNEL (1937 und 1939), LUCAS (1939), SÖDING-FUNKE (1941) sowie SÖDING-KÖHLER-FUNKE (1943) ist bekannt, daß bei abbaukranken Kartoffeln der Wuchsstoffgehalt gegenüber den gesunden vermindert ist. Dieses Ergebnis war mit dem Tageslichthafertest und dem FUNKEschen Koleoptilentest gefunden worden.

Ersterer zeigt — wenn nicht ein mitgeschleppter Hemmstoff die Krümmungen herabsetzt — das Auxin a an, während von dem letzten die Summe von Auxin und Antiauxin erfaßt wird. Über das Vorkommen des Antiauxins bei kranken Knollen ist bislang noch nichts bekannt.

Für mich ergaben sich im wesentlichen folgende Aufgaben:

1. Nachprüfung des Auxin- und Antiauxinanteils bei der gesunden und kranken Kartoffelknolle.

2. Prüfung auf Anwesenheit weiterer Hemmstoffe.

3. Klärung des verringerten Wuchsstoffgehaltes der kranken Knolle auf Grund der verschiedenen Wuchs- und Hemmstoffanteile.

Die Versuche, auf die sich diese Arbeit aufbaut, wurden in der Zeit vom Herbst 1943 bis Frühjahr 1946 jeweils in den Winter- und Frühjahrsmonaten gemacht. Bis Herbst 1944 konnte ich die Teste am Botanischen Institut der Universität Münster ausführen. Nach dessen Zerstörung erfolgte die Fortsetzung im Institut für Mikrobiologie, Göttingen. Die Abschlußuntersuchungen fanden wieder in Münster statt in der Universitäts-Frauenklinik. Für die großzügige Bereitstellung der Hilfsmittel ihrer Institute danke ich Herrn Prof. Dr. MEVIUS, Münster und Herrn Prof. Dr. RIPPEL, Göttingen, für die Überlassung eines Arbeitsplatzes in der Frauenklinik Herrn Prof. Dr. BICKENBACH und Herrn Prof. Dr. GOECKE, Münster. Das Thema der Arbeit verdanke ich Herrn Prof. Dr. SÖDING. Die Veröffentlichung meiner Arbeit erfolgt verzögert, da noch die Ergebnisse weiterer laufender Versuche abgewartet werden sollten. In der Zwischenzeit wurde ich auf die Arbeiten HEMBERGS (vor allem 1947, sowie 1949) aufmerksam, die den Nachweis bringen, daß die Kartoffel noch β-Indolessigsäure (Heteroauxin) sowie Indolazetaldehyd enthält. Weiter geht aus den Untersuchungen von MOEWUS (1948) hervor, daß das Heteroauxin auch in einer gebundenen Form in der Knolle vorkommen kann. Schließlich hat HEMBERG in den Kartoffel*schalen* noch 2 Hemmstoffe, einen sauren und einen neutralen, gefunden, die zum Frühjahr verschwinden und für die Ruheperiode der Knolle maßgebend sein sollen. — Bei der Besprechung meiner Ergebnisse werden diese Gesichtspunkte noch berücksichtigt.

II. Material und Methodik.

Ich untersuchte in den 3 Jahren die Kartoffelknollen der Sorte „Ackersegen" Die kranken Knollen waren mit Blattrollvirus infiziert und schwerkrank. Das Untersuchungsmaterial stammte: Gesund 1943/44 und 1944/45 von Böhm (Ostpommern), Krank von der Biologischen Reichsanstalt Dahlem bzw. der Zweigstelle Aschersleben. 1945/46 verhalf mir Herr Diplom-Landwirt *Hoffertert* von den Vereinigten Saatzuchten Ebstorf zu gesundem und blattrollkrankem Material.

Als Testpflanze wurde stets Hochzucht Siegeshafer der Gebr. *Dippe* AG., Quedlinburg, benutzt.

Bei meinen Versuchen habe ich die von FUNKE-SÖDING (1948) beschriebene Methodik angewandt: Aus dem Inneren der gesunden und kranken Knolle stellte ich durch Abschaben einen Brei her, ließ ihn 1 Std lang stehen und filtrierte ab. Anfangs benutzte ich als Untersuchungsmenge 1 cm^3 Filtrat, bei ausgedehnteren Versuchsanordnungen erwiesen sich aber 0,5 cm^3 als geeigneter. Vielfach wurde der Saft auch mit H_2O_2 oder HCl behandelt, was bei den einzelnen Versuchen geschildert wird.

Die Wirksamkeit des Knollensaftes prüfte ich mit dem FUNKEschen Koleoptilentest (1939) und dem Zylindertest, mit 20 Std vorher und frisch geschnittenen Koleoptilzylindern (FUNKE 1943 in der Abänderung von FUNKE-SÖDING 1948). Bei beiden stützen sich die für den einen Versuch angegebenen Werte auf das Mittel von 15 bzw. 10 Testpflanzen.

Daß der Ausfall *eines* Versuches nicht bewertet werden darf, ist für den mit Wuchsstoff arbeitenden Physiologen Selbstverständlichkeit. Die schwankende

Empfindlichkeit der biologischen Pflanzenteste einmal, zum anderen das komplizierte Ineinandergreifen der Wuchs- und Hemmstoffe machten es notwendig, unter peinlichster Beachtung gleicher Versuchsanordnung die Versuche sehr oft zu wiederholen, um ihren Durchschnittsverlauf klar zu erkennen. Erst wenn von einer Reihe gleicher Versuche sich die Ergebnisse nahezu decken, ist es möglich, eine Deutung als vermutlich zutreffend aufzustellen.

III. Untersuchungen an gesunder und kranker Kartoffelknolle.

a) Der unbehandelte Saft.

Bei all meinen Versuchen habe ich auch den unbehandelten Saft getestet. Der unbehandelte Saft zeigt den „Gesamtwuchsstoff" an, er schließt die Summe aller Wuchs- und Hemmstoffe in ihrem Zusammen- und Gegeneinanderwirken in sich ein. Nach SÖDING-KÖHLER-FUNKE (1943) ist bei Blattrollinfektion an Ackersegen der Gesamtwuchsstoffgehalt bis zu 60% des Normalwertes von Gesund herabgesetzt.

Tabelle 1.

Datum	Gesamtwuchsstoff	
	Gesund	Krank
25. 2. 44	12,6	5,8
27. 4. 44	6,0	3,0
7. 5. 44	2,4	0,9

Um gleiche Bedingungen mit den später zu schildernden Versuchen zu haben, dampfte ich stets 0,5 cm³ des Filtrates je von gesunder und kranker Knolle im Wasserbade bis zur Trockenheit ein und nahm den Rückstand mit 0,5 cm³ Wasser auf. Davon träufelte ich anfangs 3 Tropfen, später 2 (1 Tropfen etwa 10 mm³) auf 12 Agarwürfelchen (zu je 8 mm³). Diese Konzentration erwies sich als günstigste: 3 Tropfen auf 12 Agarwürfel war überoptimal, die Unterschiede im Gesamtwuchsstoffgehalt waren weniger deutlich ausgeprägt (4 Versuche). Zum Vergleich wurde stets auch eine Kontrolle mit reinem Wasseragar geprüft.

Koleoptilentest mit am Vortag geschnittenen Zylindern. Mit dem Koleoptilentest untersuchte ich an 17 Versuchen von Februar bis Mai 1944 den unbehandelten Saft. Es traten dabei 14 sehr deutlich und 3 deutlich verminderte Krümmungswerte bei Krank gegenüber Gesund auf. Im Mittel hat Gesund eine Krümmung von 5,2°, Krank von 3,4°. Demnach beträgt im Durchschnitt der Gesamtwuchsstoff von Krank nur 72% des von Gesund. Im einzelnen schwankt die Verringerung zwischen 30% und 85% je nach der Empfindlichkeit des Testes, und zwar hat sowohl bei besonders hoher wie bei geringer Empfindlichkeit Krank sehr deutliche niedrige Werte, wie es Tabelle 1 zeigt.

Zylindertest. 20 Std vorher geschnittene Zylinder entsprechen in ihrem Verhalten den Koleoptilen des vorgenannten Testes. Auch sie sind nach Bildung der physiologischen Spitze befähigt, den inaktiven Wuchsstoff gleich nach seinem Eindringen in Auxin umzuwandeln, so daß eine reine Förderung als Summenergebnis von Antiauxin und Auxin zu erwarten ist.

Nach FUNKE-SÖDING (1948) brachte gesunder Knollensaft in der Regel schon von Anfang an eine Wachstumsförderung hervor, die bis zum Ende des Versuches anhielt. Dieses Ergebnis fand in meinen 53 Versuchen, die sich über 3 Frühjahre erstreckten, seine volle Bestätigung.

Das Mittel der Zuwachswerte ist in Abb. 1 wiedergegeben.

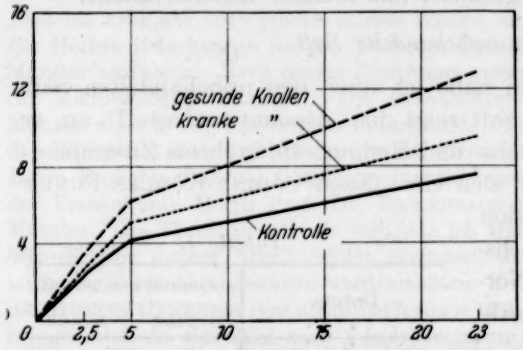

Abb. 1. Wirkung von Kartoffelsaft auf das Wachstum am Vortage isolierter Koleoptilzylinder. Mittel aus 53 Versuchen. Abszisse: Zeit in Stunden. Ordinate: Zuwachswerte in Teilstrichen (1 Teilstrich = 0,057 mm). — — — Saft von gesunden Knollen; ····· Saft von kranken Knollen; ——— Kontrolle (Koleoptilzylinder mit reinem Wasseragar belegt).

Von Anfang bis Versuchsende ist bei gesundem Kartoffelsaft eine deutliche Förderung zu verzeichnen.

Der unbehandelte Saft kranker Knollen bewirkt zumeist auch von Anfang an eine deutliche Förderung, doch bleiben die Zuwachswerte unter denen von Gesund (Abb. 1). In Prozenten ausgedrückt hat Krank als Mittel der 53 Versuche nach $2^1/_2$ Std 30%, nach 5 Std 42% und nach 23 Std 34% des Gesamtwuchsstoffes von Gesund. In den einzelnen Jahren ist diese Minderung verschieden groß: Krank hat, nach den Endwerten berechnet, 1943/44 45%, 1944/45 10% und 1945/46 nur 8,7% von Gesund. In den beiden letzten Jahren liegen die Endwerte von Krank häufig unter der Kontrolle, eine Erscheinung, die weiter unten genauere Beachtung findet.

Auffällig ist im Zylindertest mit alten Zylindern auch, daß die starken Differenzen zwischen Gesund und Krank gleicherweise bei sehr hoher wie bei sehr niederer Empfindlichkeit auftreten.

Diese Tatsache berechtigt zu folgender Überlegung: Wenn Krank in Wirklichkeit nur einen geringeren Gesamtwuchsstoffgehalt hätte, bei dem das Mengenverhältnis der Wuchs- und Hemmstoffe nur unwesentlich verschoben wäre, wohl aber ihre Gesamtmenge verringert wäre gegenüber Gesund, dann müßte bei sehr hoher Empfindlichkeit der Teste Krank im Optimum zu liegen kommen, d. h. Krank müßte in der Wirkungskurve höhere Zuwachs- oder Krümmungswerte als Gesund haben. Da das aber nicht der Fall ist, vielmehr die Minderung mit großer Konstanz auftritt, muß ein anderes Wuchsstoff-Hemmstoffverhältnis bei Krank zugrunde liegen.

Dieses Normalverhältnis — Gesund über den Zuwachswerten von Krank gelegen — bleibt auch in den Fällen bestehen, da beide Filtrate nicht die Kontrolle erreichen. Bei Gesund ist diese Erscheinung selten,

nur in 3 Fällen beobachtet, dagegen erreichen bei Krank in den 3 Jahren 15 Veruche im Endwert nicht die Kontrolle. Das Mittel aus 3 Versuchen, bei denen die Werte für Gesund und Krank unter der Kontrolle liegen, gibt Abb. 2 wieder.

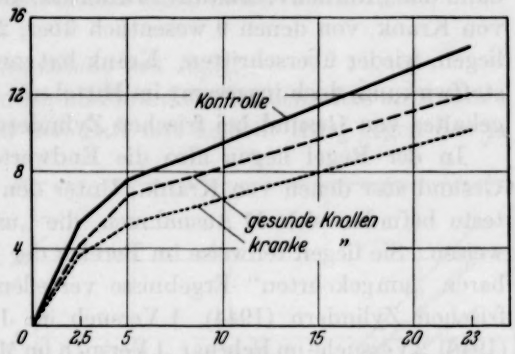

Abb. 2. Mittel aus 3 Versuchen, bei denen die Werte für Gesund und Krank unter der Kontrolle liegen. Im übrigen vergleiche Erklärungen zu Abb. 1. Alte Zylinder = am Vortage isolierte Koleoptilzylinder.

Zylindertest. Frisch geschnittene Zylinder vermögen erst nach einigen Stunden Antiauxin zu aktivieren. Bei gesundem Saft konnten FUNKE - SÖDING (1948) anfangs eine deutliche Antiauxinhemmung feststellen, die hernach in eine Förderung umschlug. Meine 12 Versuche an gesundem Saft verhielten sich ebenso. Das Mittel gibt Abb. 3 wieder. Die Kontrolle hat Zuwachswerte von 1,7, 4,7 und 16,4. Der gesunde Saft liegt anfangs deutlich niedriger mit 1,3 und 4,1. In den Endwerten ist eine Förderung mit 22,2 festzustellen. Es bleiben im einzelnen anfangs 10, nach 5 Std noch 7 Versuche wesentlich unter der Kontrolle. Nach 23 Std ist in allen Versuchen die Kontrolle stark überschritten, die Wachstumsförderung ist also auch bei frischen Zylindern im Endergebnis vorhanden.

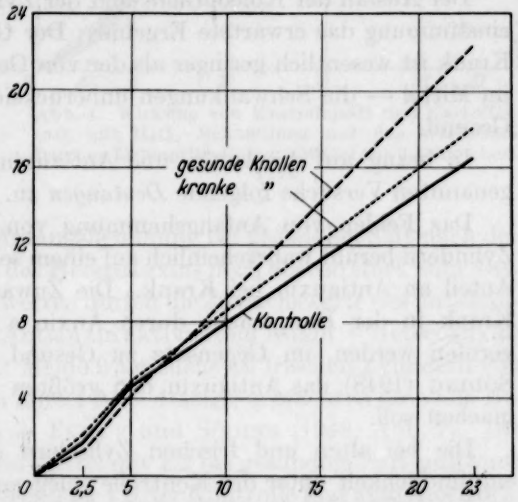

Abb. 3. Wirkung von Kartoffelsaft auf das Wachstum frisch isolierter Koleoptilzylinder. Mittel aus 12 Versuchen. 1944.

Unbehandelter Saft von kranken Knollen auf frischen Zylindern getestet, läßt die Antiauxinhemmung anfangs vermissen. Gleich zu Anfang tritt mit 2,1 im Mittel (Abb. 3) deutliche Förderung auf. Im einzelnen liegen die Anfangswerte 7mal erheblich über der Kontrolle, 3mal sind sie gleich mit ihr und 2mal leicht geringer. Alle Werte von Krank liegen aber deutlich über denen von Gesund. Auch nach 5 Std bleibt

die Förderung von Krank (4,9) gegenüber Gesund (4,1) noch bestehen, allerdings weniger ausgeprägt als zu Anfang. Gegen Versuchsende ist dann das „Normalverhältnis" wieder da: Gesund hat die Zuwachswerte von Krank, von denen 9 wesentlich über, 2 jedoch unter der Kontrolle liegen, wieder überschritten. Krank hat zwar auch wieder eine Wuchsstoffwirkung, doch insgesamt im Mittel nur 30% des Gesamtwuchsstoffgehaltes von Gesund bei frischen Zylindern.

In der Regel liegen also die Endwerte von unbehandeltem Saft Gesund *über* denen von Krank. Unter den 65 Versuchen der Zylinderteste befinden sich 11 Ausnahmen, die „umgekehrtes Verhalten" aufweisen. Sie liegen teilweise im Bereich der Fehlergrenze. Die 6 bewertbaren „umgekehrten" Ergebnisse verteilen sich folgendermaßen: Bei frischen Zylindern (1944), 1 Versuch im Januar, bei alten Zylindern (1946) 2 Versuche im Februar, 1 Versuch im März und 2 Versuche im April. Eine Parallele zu hoher oder niederer Testempfindlichkeit läßt sich nicht feststellen. Vielleicht waren die als Krank gelieferten Knollen nur schwach erkrankt, vielleicht auch die Gesunden — vermutlich durch Spätinfektion — doch krank. Die im April in 4tägigem Abstand auftretenden Ausnahmen mögen auch durch Keimungsstimulation hervorgerufen sein.

Der Ausfall der Koleoptilen- und der Zylinderteste brachte in Übereinstimmung das erwartete Ergebnis: Der Gesamtwuchsstoffgehalt von Krank ist wesentlich geringer als der von Gesund, er beträgt annähernd im Mittel — die Schwankungen unberücksichtigt gelassen — 50% von Gesund.

In bezug auf die Auxin- und Antiauxinverteilung lassen die obengenannten Versuche folgende *Deutungen* zu.

Das Fehlen von Anfangshemmung von krankem Saft an frischen Zylindern beruht wahrscheinlich auf einem sehr kleinen bzw. gar keinem Anteil an Antiauxin bei Krank. Die Zuwachswerte müßten dann bei Krank in der Hauptsache durch Auxin a oder Heteroauxin hervorgerufen werden, im Gegensatz zu Gesund, bei dem ja nach FUNKE-SÖDING (1948) das Antiauxin den größten Teil des Wuchsstoffes ausmachen soll.

Die bei alten und frischen Zylindern unabhängig von der Testempfindlichkeit unter der Kontrolle gelegenen Endwerte — bei Gesund selten, bei Krank häufiger — beruhen auf einer Hemmstoffwirkung, die vermutlich durch einen weiteren nicht mit dem Antiauxin identischen Hemmstoff verursacht wird.

In der Literatur ist das Vorkommen mehrerer Hemmstoffe von LARSEN (1939) an der Tomate beschrieben worden. Er konnte an ihr 3 verschiedene Hemmstoffe feststellen. FUNKE-SÖDING vermuteten außer dem Antiauxin in der Kartoffelknolle auch noch einen weiteren

Hemmstoff. Näheres ist über das Vorkommen dieses Hemmstoffes, den ich der Einfachheit halber im folgenden mit H bezeichnen möchte, aus den Versuchen mit unbehandeltem Safte nicht zu ermitteln.

b) Behandlung mit H_2O_2.

Um den Gehalt des gesunden und kranken Knollensaftes an Auxin a zu erkennen, behandelte ich den Saft mit heißem H_2O_2 gegen das ja Auxin a empfindlich ist und durch das es zerstört wird. Übrigens ist auch das Heteroauxin gegen die Behandlung mit heißem H_2O_2 empfindlich (FUNKE-SÖDING 1948), wird allerdings nicht immer restlos zerstört.

Zu 0,5 cm³ Filtrat fügte ich 1 Tropfen Perhydrol; nach 20min Einwirkungszeit dampfte ich im Wasserbade bis zur Trockenheit ein. Den Rückstand nahm ich mit 0,5 cm³ Wasser auf und träufelte davon 2 Tropfen auf 12 Agarwürfel. Der so behandelte Agar wurde im Koleoptilen- und in beiden Zylindertesten geprüft.

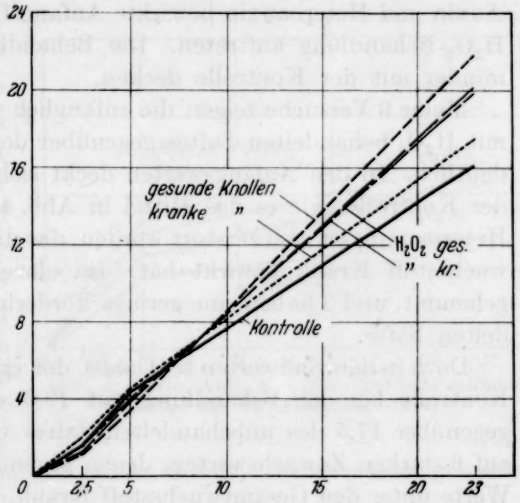

Abb. 4. Wirkung von Kartoffelsaft und Kartoffelsaft mit H_2O_2-Behandlung auf das Wachstum frischer Koleoptilzylinder. Mittel aus 9 Versuchen. 1944.

Zylindertest. An frischen Zylindern muß die durch Antiauxin hervorgerufene Anfangshemmung bei gesundem Saft nach der Zerstörung des Auxin a und des Heteroauxins noch ebenso stark zum Ausdruck kommen. In den Endwerten dürfen die Zuwachswerte des unbehandelten Saftes (Auxin + aus Antiauxin aktiviertem Auxin + Heteroauxin) nicht ganz erreicht werden. Meine 9 Versuche an frischen Zylindern von Januar bis Mai 1944, deren Mittel Abb. 4 zeigt, erbrachten die volle Bestätigung der Ergebnisse von FUNKE und SÖDING (1948, Abb. 7). Die Anfangshemmung kommt im Mittel mit 1,2 bei gesundem Saft und auch 1,2 bei H_2O_2-Behandlung gegenüber 1,6 der Kontrolle klar zum Ausdruck. Im einzelnen sind bei der H_2O_2-Behandlung 7 Werte deutlich unter und 2 gleich mit der Kontrolle, beim unbehandelten Safte sind auch 7 deutlich unter, dagegen 2 über der Kontrolle gelegen. Mit beginnender Aktivierung des Antiauxins tritt nach mehr als 5 Std Wachstumsförderung auf, die bei H_2O_2-Behandlung geringer ist als bei dem unbehandelten Safte Gesund (2 Ausnahmen). Bei ersterem kann ja das zerstörte Auxin und Heteroauxin nicht mehr mitfördern. Im Mittel hat H_2O_2-

Behandlung in den Endwerten 20,1, der gesunde Saft 21,8 und die Kontrolle 16,2. Es hat also die H_2O_2-Behandlung noch rund 70% des Gesamtwuchsstoffes Gesund. Am nächsten liegt folgende Deutung: in der gesunden Knolle macht die H_2O_2-empfindliche Form — Auxin + Heteroauxin — nur einen geringen, die H_2O_2-beständige Form — Antiauxin — den weit größeren Anteil im Gesamtwuchsstoff aus.

Bei Krank, das nur sehr wenig Antiauxin besitzen soll (fehlende Antiauxinanfangshemmung bei unbehandeltem Saft), darf die durch Auxin und Heteroauxin bewirkte Anfangsförderung nicht mehr bei der H_2O_2-Behandlung auftreten. Die Behandlung müßte sich mehr oder minder mit der Kontrolle decken.

Meine 9 Versuche zeigen die anfänglich verringerte Wirksamkeit des mit H_2O_2 behandelten Saftes gegenüber dem Gesamtwuchsstoff Krank deutlich. In den Anfangswerten deckt sich die Behandlungskurve mit der Kontrolle, wie es das Mittel in Abb. 4 darstellt. Das Auxin (und Heteroauxin) ist also zerstört worden, das die Zuwachswerte im Gesamtwuchsstoff Krank bewirkt hat. Im einzelnen sind 7 Versuche stark gehemmt, und 2 haben eine geringe Förderung gegenüber dem unbehandelten Safte.

Doch in den Endwerten tritt statt der erwarteten Gleichheit mit der Kontrolle bei der Behandlung mit 19,9 eine beachtliche Förderung gegenüber 17,5 des unbehandelten Saftes von Krank auf. Sie beruht auf 6 starken Zuwachswerten, denen gegenüber die 3 deutlich niederen Werte unter den Gesamtwuchsstoff Krank im Mittel nicht zur Geltung kommen.

Für diese starke Förderung der H_2O_2-Behandlung bei Krank kann das beseitigte Auxin oder Heteroauxin nicht in Frage kommen. Vielmehr muß hier ein H_2O_2-empfindlicher Hemmstoff durch die Behandlung beseitigt worden sein, so daß dadurch die Förderung zustande kommen konnte.

Im Koleoptilen- und im Zylindertest mit alten Zylindern sind bei Gesund ebenso die nach H_2O_2-Behandlung bewirkten Zuwachswerte weniger hoch als bei unbehandeltem Safte.

Im Koleoptilentest hat die H_2O_2-Behandlung des gesunden Saftes von 17 Versuchen 1944 im Mittel eine Krümmung von 3,9°, während der unbehandelte Saft Gesund 5,2° zeigt. Auch hier wird durch die H_2O_2-Behandlung nach meiner Annahme nur ein kleiner Teil des Wuchsstoffes zerstört, der größere Anteil scheint auch hier wieder in der H_2O_2-beständigen Form — Antiauxin — anwesend zu sein.

Bei Krank hat die H_2O_2-Behandlung im Mittel eine ebenso große Krümmung wie der unbehandelte kranke Saft von 3,4° erbracht. Die Wirkung der Beseitigung von Wuchs- und Hemmstoff hält sich die Waage.

Im Zylindertest mit alten Zylindern 1944 haben sich die bisher beobachteten Ergebnisse bei dem mit H_2O_2 behandelten gesunden Saft wiederholt. Von Anfang an besteht eine Förderung, die aber in der Regel unter der des unbehandelten Saftes bleibt. Die Mittelwerte aus 16 Versuchen zeigt Abb. 5. Die Behandlung mit H_2O_2 setzt die Wirkung gegenüber dem Gesamtwuchsstoff Gesund um rund 40% herab; das bedeutet: der größere Anteil des Wuchsstoffes liegt wohl auch hier in der H_2O_2beständigen Form — Antiauxin — vor.

Wie bei frischen Zylindern H_2O_2-behandelter kranker Saft Zuwachswerte *über* dem unbehandelten Saft zeigt, so finden wir vereinzelt auch bei dieser Versuchsserie bei Gesund auf alten Zylindern die gleiche Erscheinung. Es liegen von Versuchsanfang bis zum Ende 3mal die Behandlungen über dem unbehandelten Safte. Hierfür muß wieder der Wegfall eines H_2O_2-empfindlichen Hemmstoffes H verantwortlich gemacht werden.

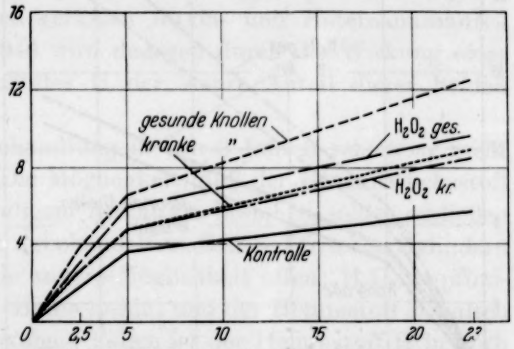

Abb. 5. Wie Abb. 4. Alte Koleoptilzylinder. Mittel aus 16 Versuchen. 1944.

Bei Krank decken sich die Zuwachswerte der H_2O_2-Behandlung mit denen des unbehandelten Saftes im Mittel, wie es Abb. 5 veranschaulicht. Es sind auch hier im einzelnen 7 Versuche mit einer sich über die gesamte Versuchszeit hin erstreckenden Dauerförderung da, was wiederum auf die Anwesenheit von H schließen läßt.

Die verschiedenen Teste von 1944 stimmen in der Wirkung der H_2O_2-Behandlung also im wesentlichen überein: Bei Gesund ist eine geringe Minderung der Zuwachswerte gegenüber denen des unbehandelten Saftes erreicht. Sie kann bis zu 40% des Gesamtwuchsstoffwertes ausmachen. Das bedeutet: das durch H_2O_2-Behandlung zerstörte Auxin und Heteroauxin scheint vom Gesamtwuchsstoff den kleineren Anteil auszumachen, der größere ist H_2O_2-beständiges Antiauxin.

Bei Krank bleibt die Behandlung zumeist mehr oder weniger wirkungslos, es decken sich die Werte mit denen des unbehandelten Saftes oder sie liegen auch etwas erhöht. Wahrscheinlich wird durch H_2O_2 nicht nur das Auxin, sondern auch ein H_2O_2-empfindlicher Hemmstoff H zerstört, der anteilsmäßig etwa in gleicher Menge wie die „aktiven Wuchsstoffe" bei Krank vertreten ist, vielleicht sogar in etwas größerer Menge,

da ja in der Hälfte der Versuche eine Förderung über den Gesamtwuchsstoff Krank hinaus zu verzeichnen war.

Vereinzelt treten auch bei Gesund diese Förderungen über dem Gesamtwuchsstoff hinaus auf, was vermuten läßt, daß auch Gesund diesen Hemmstoff besitzt. Auch FUNKE-SÖDING haben 2 derartige Versuche angeführt (1944, Tabelle 4).

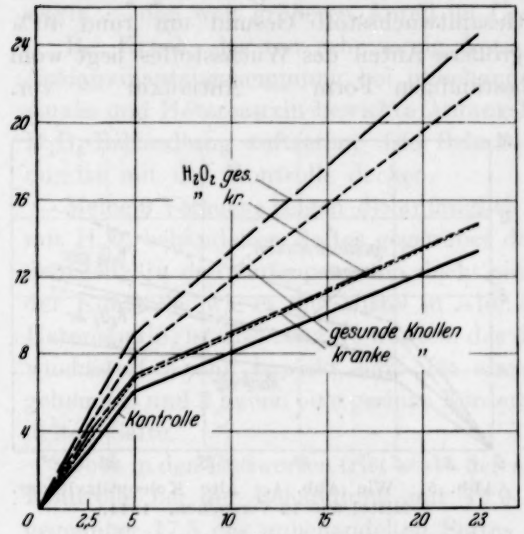

Abb. 6. Wie Abb. 5. Mittel aus 9 Versuchen. 1945.

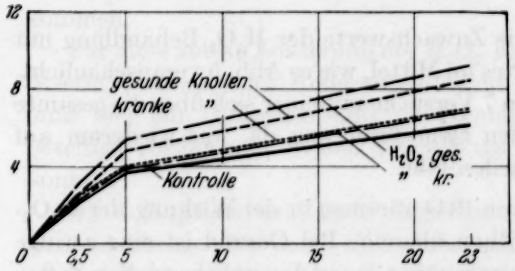

Abb. 7. Wie Abb. 6. Mittel aus 11 Versuchen. 1946.

Im Zylindertest mit alten Zylindern wiederholte ich 1945 und 1946 die Versuche (Abb. 6 und 7). Im Jahre 1945 wurden 9, 1946 11 Versuche gemacht.

Entgegen den vorjährigen Ergebnissen bewirkt bei Gesund in den 2 Jahren die H_2O_2-Behandlung keine Minderung der Zuwachswerte, sondern eine 20—35%ige Förderung gegenüber dem unbehandelten Saft.

Im einzelnen 1945: Die Behandlung überschreitet zu Anfang, bei 8 Versuchen, am Ende noch bei 6 Versuchen, davon 4 besonders stark, den unbehandelten Saft Gesund.

Im einzelnen 1946: Am Anfang 8 Versuche mit Förderung, am Ende noch 4, denen gegenüber die 7 schwachen Hemmungen im Mittel nicht zur Geltung kommen.

Bei *Krank* zeigt die Behandlung dasselbe Ergebnis wie in den Versuchen des Koleoptilentestes und des Zylindertestes des *Vorjahres*. Die Behandlung mit H_2O_2 deckt sich mit den Zuwachswerten des unbehandelten Saftes Krank weitestgehend, was in Abb. 6 und 7 klar zum Ausdruck kommt.

Im einzelnen sind die Werte der Behandlung und des Gesamtwuchsstoffes Krank allerdings durchaus nicht identisch: es treten unregel-

mäßig Hemmungen und Förderungen auf, die einen Ausschlag bis zu 25% des Einzelwertes ausmachen können. Auffällig ist bei Krank das gehäufte Vorkommen von „Dauerförderungen" bei der Behandlung. 1945 sind sie 5mal, 1946 4mal vertreten. In diesen Fällen ist bestimmt die Beseitigung des Hemmstoffes wirkungsvoller als die der aktiven Wuchsstoffe.

Zusammenfassend hat die *H_2O_2-Behandlung folgendes Ergebnis* gebracht:

Bei Gesund. In Übereinstimmung mit den Versuchen von FUNKE-SÖDING brachte die H_2O_2-Behandlung 1944 eine geringe Minderung der Zuwachswerte, die auf einen geringen Auxin- und Heteroauxinanteil schließen läßt. 1945 und 1946 wird dagegen durch die Wirkung eines H_2O_2-empfindlichen Hemmstoffes H der wahre Anteil dieser beiden Wuchsstoffe verdeckt.

Bei Krank bleibt die Behandlung in den 3 Jahren scheinbar mehr oder weniger wirkungslos. Die Möglichkeit, daß der Gesamtwuchsstoff Krank nur aus H_2O_2-beständigem Antiauxin bestehen sollte, schließen die vorherigen Versuche mit unbehandeltem Saft auf frischen Zylindern aus. Es bleibt daher nur die andere Möglichkeit offen: H_2O_2-empfindliche Wuchsstoffe (Auxin + Heteroauxin) und der Hemmstoff H halten sich zumeist die Waage, in einigen Fällen ist der Hemmstoff H in noch größerer Menge vorhanden als die beiden Wuchsstoffe.

c) Behandlung mit HCl.

Um den Gehalt an Antiauxin zu bestimmen, behandelte ich den Kartoffelsaft mit HCl. Zu 0,5 cm³ Filtrat fügte ich 1 Tropfen 5%iger HCl. Anschließend wurde *sofort* durch zweimaliges Abdampfen im Wasserbade die HCl wieder entfernt. Den Rückstand nahm ich mit 0,5 cm³ Wasser wieder auf und träufelte davon wieder 2 Tropfen auf 12 Agarwürfel.

Nach FUNKE-SÖDING (1948) und den vorhergehenden Ergebnissen soll der Antiauxinanteil bei Gesund sehr hoch sein. Durch die Antiauxinzerstörung mit HCl muß eine *sehr* starke — wesentlich stärkere als die durch Auxinzerstörung mit H_2O_2 erwirkte — Minderung der Zuwachswerte bei allen Testen auftreten.

Zylindertest mit frischen Zylindern wurde 1944 3mal durchgeführt. Die Mittelwerte stellt Abb. 8 dar. Die Kontrolle hat einen Anfangswert von 0,9, die HCl-Behandlung des gesunden Saftes einen von 0,8. Der unbehandelte gesunde Saft zeigt dagegen nur 0,4. Es ist also erwartungsgemäß die sonst bei unbehandeltem gesundem Safte auftretende Antiauxinanfangshemmung durch HCl beseitigt worden. Am Versuchsende liegt die HCl-Behandlung in *allen* Versuchen weit unter dem Gesamtwuchsstoff Gesund, was auch im Mittel bei 18,8 der Behandlung zu 23,5 des unbehandelten Saftes klar zum Ausdruck kommt. Die Kontrolle hat den Endwert 16,6. Es ist durch HCl im Mittel der weit größere Anteil des Gesamtwuchsstoffes Gesund zerstört worden.

Bei Krank darf die durch Auxin bedingte Anfangsförderung durch HCl keine Minderung erfahren. Nur eine durch Heteroauxin bewirkte Förderung müßte verschwinden. Bei dem vermuteten geringen Antiauxinanteil darf nur eine geringe Hemmung im Verlaufe der Versuche auftreten. Tatsächlich ist anfangs die Förderung, wie in Abb. 8 ersichtlich, mit 1,1 bei HCl-Behandlung Krank gegenüber 1,2 des kranken Saftes kaum gemindert. Auch am Schluß ist durch HCl nur eine geringe Minderung erzielt worden mit 18,1 gegenüber 19,0 des kranken Saftes. Im einzelnen sind am Versuchsende 2 geringe Hemmungen und 1 Förderung vorhanden.

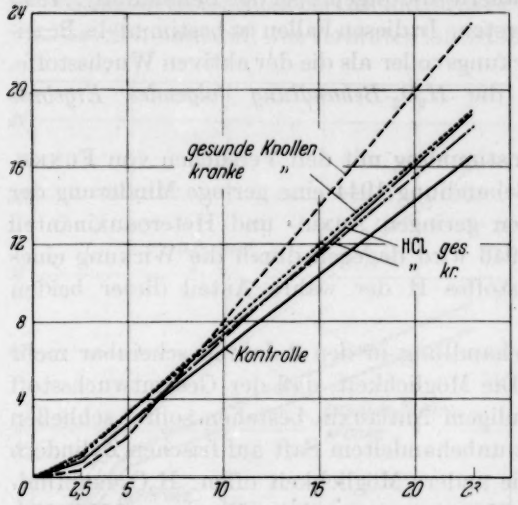

Abb. 8. Wirkung von Kartoffelsaft und Kartoffelsaft mit HCl-Behandlung auf das Wachstum frischer Koleoptilzylinder. Mittel aus 3 Versuchen. 1944.

Zylindertest mit alten Zylindern 1944 zeigt das gleiche Bild. Das Mittel der 3 Versuche gibt Abb. 9 wieder. Bei Gesund wird durch HCl-Behandlung der größte Anteil des Gesamtwuchsstoffes Gesund zerstört, was im Vergleich zur Kontrolle klar ersichtlich ist. Es sind im einzelnen bei der Behandlung anfangs 2 deutliche Hemmungen und eine geringe Förderung gegenüber unbehandeltem Saft vorhanden, die aber im Versuchsverlaufe auch zur Hemmung wird. Am Ende sind doch 3 ausgeprägte Hemmungen zu verzeichnen. Wieder wird durch HCl ein hoher Anteil des Gesamtwuchsstoffes zerstört, was einen sehr hohen Antiauxinanteil bei Gesund vermuten läßt.

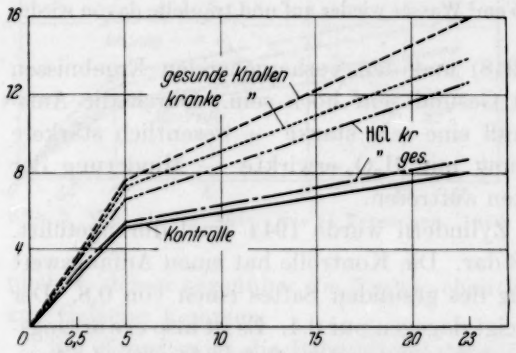

Abb. 9. Wie Abb. 8. Alte Koleoptilzylinder. Mittel aus 3 Versuchen. 1944.

Bei Krank sind anfangs eine geringe Hemmung und 2 Förderungen da. Am Ende ist eine geringe Hemmung vorhanden mit 12,6 der HCl-

Behandlung gegenüber 13,8 des unbehandelten kranken Saftes. Es wird im Mittel nur wenig des Gesamtwuchsstoffes Krank zerstört. Vermutlich ist also der Antiauxingehalt tatsächlich gering.

Im Zylindertest mit alten Zylindern wiederholte ich 1945 und 1946 diese Versuche (Abb. 10 und 11).

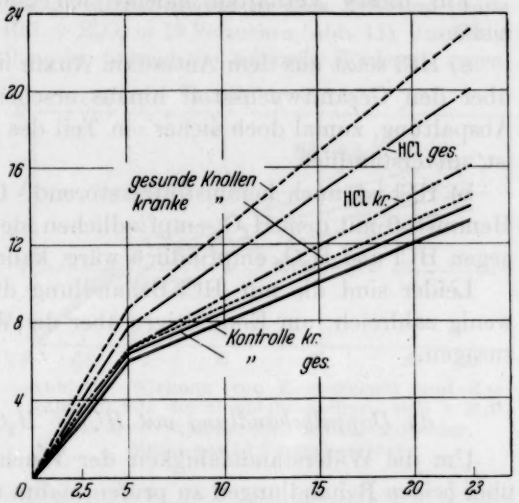

Abb. 10. Wie Abb. 9. Alte Koleoptilzylinder. Mittel aus 12 bzw. 9 Versuchen. 1945. ——— Kontrolle zu gesunden Knollen; ═══ Kontrolle zu kranken Knollen.

Für Gesund ist auffällig bei der HCl-Behandlung dieser 2 Jahre, daß die Minderung längst nicht in dem Maße vorhanden ist, wie in den vorjährigen Versuchen. Im einzelnen treten 1945 unter im ganzen 12 Versuchen neben 4 sehr deutlichen und 5 deutlichen Hemmungen auch 2 geringe Förderungen auf, während 1944 doch *alle* Behandlungen deutlich unter den Werten des unbehandelten Saftes gelegen waren.

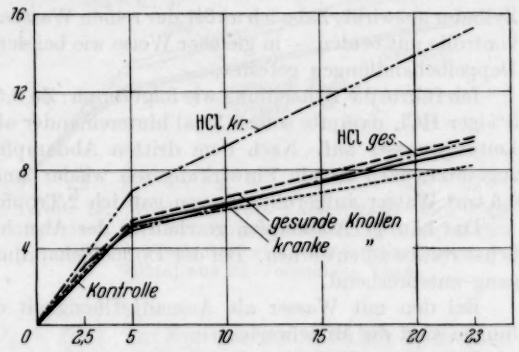

Abb. 11. Wie Abb. 10. Alte Koleoptilzylinder. Mittel aus 3 Versuchen. 1946.

Für Krank wurden an Stelle der 1944 beobachteten geringen Hemmungen durch die HCl-Behandlung in diesen 2 Jahren Förderungen erzielt. Im einzelnen sind 1945 unter 9 Versuchen am Versuchsende 4 geringe Hemmungen da, denen aber 2 geringe und 3 deutliche Förderungen gegenüber stehen. In den Endwerten 1946 sind 1mal Gleichheit und 2 sehr starke Förderungen vorhanden.

Die Versuche 1945 und 1946 treten also in einen gewissen Gegensatz zu denen von Funke und Söding (1948) und meinen eigenen von 1944. Es sind bei Gesund die sonst so ausgeprägten Hemmungen

wesentlich geringer, bei Krank sind an Stelle der geringen Hemmungen Förderungen von zum Teil beachtlicher Höhe zu beobachten.

Für dieses Verhalten möchte ich 2 Möglichkeiten in Erwägung ziehen.

a) HCl setzt aus dem Antiauxin Auxin in Freiheit. Eine Steigerung über den Gesamtwuchsstoff hinaus erscheint mir aber durch Auxin-Abspaltung, zumal doch sicher ein Teil des Antiauxins zerstört worden ist, unverständlich.

b) HCl ist auch hemmstoffzerstörend. Ob dieser HCl-empfindliche Hemmstoff mit dem H_2O_2-empfindlichen identisch ist, d. h. also, daß H gegen HCl *und* H_2O_2 empfindlich wäre, kann nicht entschieden werden.

Leider sind die mit HCl-Behandlung durchgeführten Versuche zu wenig zahlreich, um Endgültiges über die Wirkungsweise der HCl auszusagen.

d) Doppelbehandlung mit HCl + H_2O_2 und H_2O_2 + HCl.

Um die Widerstandsfähigkeit der Wuchs- und Hemmstoffe gegenüber *beiden* Behandlungen zu prüfen, nahm ich am Knollensaft Doppelbehandlungen vor. Ich behandelte ihn einmal mit HCl + H_2O_2 und zum anderen mit H_2O_2 + HCl. Vielleicht würden sich auch bei diesen Doppelbehandlungen auf Grund der verschiedenen Wuchsstoff-Hemmstoffanteile zwischen Gesund und Krank irgendwelche Unterschiede ergeben.

Zur Klärung der Frage, wie sich bei Wasser als Ausgangsflüssigkeit die Aufeinanderfolge der verschiedenen Doppelbehandlungen auf das Wachstum alter Zylinder auswirkt, habe ich außer der reinen Wasseragarkontrolle auch eine Wasserkontrolle mit beiden — in gleicher Weise wie bei dem Kartoffelsaft ausgeführten — Doppelbehandlungen getestet.

Ich führte die Behandlung wie folgt durch: Zu 0,5 cm³ Filtrat fügte ich 1 Tropfen 5%iger HCl, dampfte sofort 3mal hintereinander ab und füllte jeweils mit 0,5 cm³ Leitungswasser auf. Nach dem dritten Abdampfen wurde 1 Tropfen Perhydrol zugesetzt, nach 20 min Einwirkungszeit wieder 3mal abgedampft und jeweils mit 0,5 cm³ Wasser aufgefüllt. Davon gab ich 2 Tropfen auf 12 Agarwürfel.

Das häufige Abdampfen geschah in der Absicht, die HCl und das H_2O_2 möglichst restlos zu entfernen. Bei der Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl ist der Arbeitsgang entsprechend.

Bei den mit Wasser als Ausgangsflüssigkeit durchgeführten Doppelbehandlungen sind die Mittelwerte:

HCl + H_2O_2 (10 Versuche)		H_2O_2 + HCl (19 Versuche)
2,4, 4,3, 7,5	Behandlung	2,2, 4,1, 7,6
3,0, 5,0, 8,7	Kontrolle	3,0, 4,9, 9,1

Gegenüber der reinen Wasserkontrolle haben beide Doppelbehandlungen übereinstimmend einen schwachen hemmenden Einfluß. Die Zuwachswerte sind prozentual: nach $2^1/_2$ Std 80% bzw. 73%, nach 5 Std 86% bzw. 84%. In den Endwerten bei beiden 86%. Bei Wasser ist also, wie ja vorauszusehen war, die Reihenfolge der Doppelbehandlung in ihrer Wirkung gleich: sie ist stets schwach hemmend.

Bei Kartoffelsaft als Ausgangsflüssigkeit war indes keine Gleichsinnigkeit zu erwarten.

1. Doppelbehandlung HCl + H_2O_2. Im *Zylindertest an alten* Zylindern prüfte ich 1946 die Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 in 13 Versuchen (Abb. 12). Im Mittel ergab sich für die Doppelbehandlung bei Gesund eine schwache Förderung gegenüber der Kontrolle (im einzelnen in den Endwerten 3 deutliche und 5 geringe Förderungen, denen 4 geringe und 1 deutliche Hemmung gegenüberstehen). Bei Krank war die Förderung noch etwas deutlicher (im einzelnen neben 4 deutlichen und 5 geringen Förderungen 2mal Gleichheit und noch 2 geringe Hemmungen gegenüber der Kontrolle). Als Gesamtergebnis bleibt nach dieser Doppelbehandlung bei Gesund eine geringe, bei Krank doch deutliche Förderung bestehen.

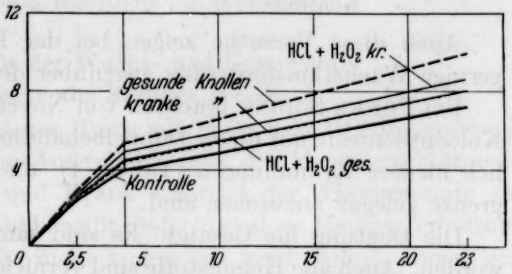

Abb. 12. Wirkung von Kartoffelsaft und Kartoffelsaft mit der Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 auf das Wachstum alter Koleoptilzylinder. Mittel aus 13 Versuchen. 1946.

Erwartungsgemäß müßte durch HCl das Antiauxin und Heteroauxin, danach durch H_2O_2 alles Auxin zerstört sein. Wenn auch alle Hemmstoffe zerstört wären, müßte Gleichheit mit der Kontrolle erwartet werden. Wenn Hemmstoffe erhalten blieben, so müßte auch eine Hemmung zu verzeichnen sein. Stattdessen zeigt sich aber eine schwache Förderung. Wie ist diese zu erklären?

Der geringe Grad der Förderung spricht doch dafür, daß — wie chemisch ja auch zu erwarten — alle Wuchsstoffe durch diese Doppelbehandlung zerstört sind. Dasselbe gilt natürlich auch für die Hemmstoffe. Die übrigbleibende geringe Förderung erklärt sich dann jedenfalls aus irgendwelchen Nebenwirkungen der Präparate, etwa der Anwesenheit irgendwelcher Ionen oder anderer Stoffe, die mittelbar wachstumsfördernd wirken.

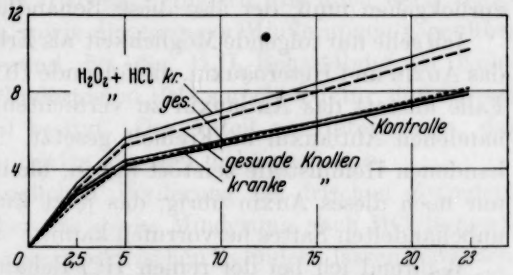

Abb. 13. Wirkung von Kartoffelsaft und Kartoffelsaft mit der Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl auf das Wachstum alter Koleoptilzylinder. Mittel aus 25 Versuchen. 1946.

2. Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl. Im *Zylindertest mit alten* Zylindern führte ich von Februar bis April 1946 insgesamt 25 Versuche mit dieser Doppelbehandlung durch (Abb. 13).

Für Gesund ergab sich dabei weitgehende Übereinstimmung mit der Kontrolle. Im einzelnen sind in den Endwerten gegenüber der Kontrolle 3 geringe und 9 schwache Hemmungen und 5 geringe sowie 9 schwache Förderungen vorhanden. Die im Mittel auftretende *sehr* geringe Förderung ist als im Bereiche der Fehlergrenze gelegen anzusehen.

In diesem Zusammenhange möchte ich bisher unveröffentlichte Versuche von RAADTS, die sie im November 1943 machte, berücksichtigen. Die Mittel der Endwerte sind bei den 4 Zylindertesten:

Unbehandelter Saft Gesund	20,5,
Gesunder Saft + H_2O_2 + HCl	11,5,
Kontrolle	9,9.

Auch diese Versuche zeigen bei der Doppelbehandlung eine sehr geringe Wachstumsförderung gegenüber der Kontrolle an.

Bei FUNKE-SÖDING brachten von November 1941 bis März 1942 die Koleoptilenteste mit dieser Doppelbehandlung bei Gesund außergewöhnlich niedere Krümmungen (Tabelle 4), die als im Bereich der Fehlergrenze gelegen anzusehen sind.

Die Deutung für Gesund. Es sind sämtliche Wuchsstoffe zerstört worden. Auch alle Hemmstoffe sind vernichtet worden. Die gelegentlich auftretenden Wachstumsförderungen sind nicht bewertbar.

Bei Krank treten unter 25 Versuchen (Abb. 13) mit überraschender Regelmäßigkeit bei 20 Versuchen von Anfang an, bei 22 in den Endwerten Förderungen über die Kontrolle bei der Doppelbehandlung auf. Im Mittel ist diese Förderung bei Krank durch H_2O_2 + HCl so stark, daß von ihr sogar der Gesamtwuchsstoff Gesund noch überschritten wird.

Die Deutung für das Verhalten von Krank. Die Wachstumsförderung ist hier so groß, daß sie zweifellos auf die Wirkung eines Wuchsstoffes zurückgehen muß, der also diese Behandlung überstanden hat.

Ich sehe nur folgende Möglichkeit als Erklärung: das H_2O_2 vernichtet das Auxin und Heteroauxin, die folgende HCl-Behandlung hat in diesem Falle anstatt das Antiauxin zu vernichten, Auxin aus dem noch vorhandenen Antiauxin in Freiheit gesetzt. Da H_2O_2 und HCl die vorhandenen Hemmstoffe zerstört haben, bleibt an Wachstumsregulatoren nur noch dieses Auxin übrig, das jetzt Zuwachswerte über denen des unbehandelten Saftes hervorrufen kann.

Während ich bei der reinen HCl-Behandlung die Möglichkeit einer Auxinabspaltung als fragwürdig hinstellen mußte, gewinnt sie hier bei dieser Doppelbehandlung doch sehr an Wahrscheinlichkeit. Hier muß die Wirkung von Hemmstoff als Deutung ausscheiden.

Bereits 1939 hat STEWART angegeben, daß aus einem Hemmstoff durch Hydrolyse ein Wuchsstoff erhalten werden kann. Ebenso berichtet v. GUTTENBERG (1944) über die von ihm zitierten Arbeit von AVERY, BERGER und SHALUCHA, daß nach ihr durch Hydrolyse Wuchsstoff aus Hemmstoff bzw. einer „Vorstufe" entstanden ist. Es soll sich zwar bei diesem Wuchsstoff nicht um Auxin gehandelt haben, auch sind sonst andere Einzelheiten beschrieben worden.

Ich habe bei meinen Untersuchungen diese Wuchsstoffhydrolyse *nur bei kranken* Knollen beobachtet, und zwar im Frühjahr 1946 mit einer

erstaunlichen Regelmäßigkeit. Krank hat eine *sehr starke* Förderung, Gesund eine unbedeutende Förderung gegenüber der Kontrolle. Keine andere Behandlungsweise zeigt solch eine Konstanz in den Zuwachswerten. Nur der unbehandelte Saft weist diese gleiche Regelmäßigkeit auf. Eine Erklärung, warum diese Wuchsstoffhydrolyse nur bei dem kranken Saft auftritt, vermag ich nicht zu geben.

IV. Die Anteile der Wuchs- und Hemmstoffe bei gesunder und kranker Knolle.

Auf Grund der verschiedenen Teste mit H_2O_2- und HCl-Behandlung möge versucht werden, eine Aufstellung über die Mengenverhältnisse der Wirkstoffe bei Gesund und Krank während der Wintermonate zu geben. Ich bin mir dabei wohl bewußt, daß ein exaktes Mengenverhältnis der Wuchs- und Hemmstoffe nicht angegeben werden darf, zumal bei Virusinfektionen die Krankheit in verschieden starkem Maße auftreten kann.

In Übereinstimmung mit früheren Untersuchungen konnte ich mit dem Koleoptilentest und den Zylindertesten an alten wie frischen Zylindern den verringerten Gesamtwuchsstoffgehalt der schwer abbaukranken Kartoffelknolle gegenüber der gesunden feststellen. Die Minderung beträgt annähernd die Hälfte des Gesamtwuchsstoffes der gesunden Knolle.

Die Anfangshemmung bei frischen Zylindern, die auch nach H_2O_2-Behandlung erhalten bleibt, sowie die geringen Minderungen gegenüber dem Gesamtwuchsstoff Gesund bei der H_2O_2-Behandlung im Koleoptilentest und in beiden Zylindertesten 1944 sprechen dafür, daß *Gesund einen hohen Antiauxinanteil* besitzt. Der Anteil an Heteroauxin, das gegen H_2O_2 empfindlich ist, dürfte dagegen nicht groß sein.

Das Fehlen einer anfänglichen Förderung bei frischen Zylindern nach HCl-Behandlung, ferner die starke Minderung nach HCl-Behandlung in den Endwerten bei alten und frischen Zylindern lassen schließen, daß *Gesund nur einen geringen Auxinanteil* besitzt.

Das Fehlen der Anfangshemmung an frischen Zylindern bei unbehandeltem Safte und die geringe Minderung durch HCl-Behandlung bei alten Zylindern 1944 sprechen dafür, daß *Krank einen geringen Antiauxinanteil* besitzt.

Eine direkte Erfassung des Auxin- und Heteroauxinanteiles bei Krank mittels der H_2O_2-Behandlung ist nicht möglich gewesen. Die Tatsache, daß die HCl-Behandlung an alten und frischen Zylindern 1944 den größeren Anteil bestehen läßt, kann verschieden interpretiert werden (ursprünglich hoher Auxingehalt oder Auxin durch Hydrolyse aus Antiauxin ?). Auf einen größeren Anteil an Heteroauxin, das gegen HCl empfindlich ist, deuten die Versuche jedenfalls nicht hin.

Für die Anwesenheit des Hemmstoffes H sprechen folgende Ergebnisse: 1. Das Auftreten von Wuchsstoffwerten des unbehandelten Saftes bei Gesund und häufiger bei Krank, die *unter* der Kontrolle gelegen sind. 2. Die bei Gesund über den Gesamtwuchsstoff hinausgehenden Förderungen der H_2O_2-Behandlung und die Gleichheit des unbehandelten Saftes bei Krank mit der H_2O_2-Behandlung, vielleicht auch 3. die geringen Minderungen 1945 und 1946 bei Gesund mit HCl-Behandlung, sowie die Förderungen über den Gesamtwuchsstoff Krank hinaus bei Krank in der HCl-Behandlung.

Die anteilmäßige Verteilung verhält sich anscheinend wie folgt:

Tabelle 2.

Gesund	Krank
Meist viel H_2O_2-empfindlicher Hemmstoff, wenig HCl-empfindlicher Hemmstoff? insgesamt *weniger* als bei Krank.	Meist wenig H_2O_2-empfindlicher Hemmstoff, mitunter viel HCl-empfindlicher Hemmstoff? insgesamt *mehr* als bei Gesund.

Ob es sich bei diesem Hemmstoff H um *einen* Hemmstoff oder ein Stoffgemisch handelt, muß einstweilen offenbleiben. Auch ist es noch nicht möglich, diesen Hemmstoff mit einem der beiden von HEMBERG (1941, 1949) in den *Schalen* gefundenen Hemmstoffe zu identifizieren.

Diese Ergebnisse lassen den Ausfall früherer Teste in neuem Lichte erscheinen. Der von JAHNEL (1937 und 1939) und LUCAS (1939) im Tageslicht-Hafertest gefundene verminderte Auxingehalt bei Krank ist in Wirklichkeit vielleicht nur vorgetäuscht: Der Hemmstoff H überdeckt weitestgehend die Auxinwirkung bei Krank! Die Krümmungen sind zumeist sehr klein, so daß der Tageslicht-Hafertest meines Erachtens für die Prüfung der Unterschiede zwischen dem Gesamtwuchsstoff von Gesund und Krank wenig geeignet ist.

Der Koleoptilentest gibt wenigstens in den Endwerten wohl die absolute Wuchsstoffmenge von Auxin + Antiauxin + Heteroauxin als Summenergebnis an. Die Verhältniswerte betragen bei Gesund zu Krank insgesamt etwa 100:70.

Beim Zylindertest schwanken die Werte außerordentlich stark, was vermutlich mit auf dem schwankenden Anteil des H beruht. Vermutlich wird mit dem Zylindertest Antiauxin + Auxin + Heteroauxin — Hemmstoff H erfaßt.

Zum Schluß möchte ich die Wirksamkeit der verschiedenen Behandlungen in folgender Tabelle zusammenfassen.

Tabelle 3. *Wirkung der Behandlung.*

Behandlung mit	Wuchs- und Hemmstoffzerstörung	Wachstum bei	
		Gesund	Krank
H_2O_2 . . .	Auxin zerstört, Heteroauxin zerstört, Antiauxin bleibt, Hemmstoff zerstört (wenigstens teilweise)	Geringe Minderung 1944, teilweise Förderung 1945/46	Meist wirkungslos
HCl	Auxin bleibt, Heteroauxin zerstört, Antiauxin zerstört, Hemmstoff teilweise zerstört ?	starke Minderung 1944, geringe Minderung 1945/46	Geringe Minderung 1944, Förderung 1945/46
$HCl + H_2O_2$	Alles zerstört	= Kontrolle	= Kontrolle
$H_2O_2 + HCl$	Gesund alles zerstört, Krank Hydrolyse von Antiauxin zu Auxin	= Kontrolle	Sehr starke Förderung

V. Zur Knollendiagnose mittels Wuchsstoff-Hemmstoffbestimmung.

In bezug auf das langerstrebte Ziel der Knollendiagnose möchte ich auf Grund meiner Versuche zu folgendem Ergebnis kommen:

Die Zuwachswerte des unbehandelten Saftes von gesunden und schwerkranken Knollen sind in der Regel ein sicheres Kriterium.

Die Hoffnung, durch H_2O_2-Behandlung auf Grund der verschiedenen Antiauxinanteile bei Gesund und Krank eine deutliche Differenz zu erhalten, hat sich nicht erfüllt. Die Zuwachswerte sind — bei Gesund zeitweise gemindert, zeitweise gefördert, bei Krank meist gleich der Kontrolle — einander oft genähert.

Auch die Doppelbehandlung $HCl + H_2O_2$, die bei Gesund und Krank gleich hohe Werte wie die Kontrolle ergibt, ist ungeeignet.

Die HCl-Behandlung scheint eine gewisse Hoffnung offen zu lassen. Wenn sich die Förderungen bei Krank wiederholen lassen, was aber erst weitere Versuche erbringen müssen, könnte hier eine deutliche Differenz zu verzeichnen sein.

Die Doppelbehandlung $H_2O_2 + HCl$ ist meines Erachtens wohl am ehesten geeignet, als gleichsam doppelte Bestätigung neben dem unbehandelten Safte angewandt zu werden. Sie brachte in meinen Versuchen mit sehr großer Regelmäßigkeit bei Krank sehr starke Förderungen hervor. Bei Gesund konnte ich in meinen Versuchen in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Raadts und Funke-Söding keine hohen Zuwachswerte erzielen.

Es ist aber eine von der Ernte bis zur Keimung währende genaue Überprüfung der Kartoffelknollen durch diese Doppelbehandlung erforderlich. Erst dann kann über die Brauchbarkeit dieser Methode zur Knollendiagnose eine endgültige Aussage gemacht werden.

Zusammenfassung.

1. In Übereinstimmung mit den früheren Ergebnissen konnte ich in drei Wintern und Frühjahren den verringerten Gesamtwuchsstoffgehalt stark abbaukranker Kartoffelknollen gegenüber gesunden feststellen. Die Minderung beträgt rund 50%.

2. Auxin (empfindlich gegen die Behandlung mit H_2O_2, beständig gegenüber HCl) und Heteroauxin (empfindlich gegen beide Behandlungen), machen in der gesunden Kartoffelknolle nur den kleineren Anteil des Gesamtwuchsstoffes aus.

3. Antiauxin (beständig gegen die Behandlung mit H_2O_2, empfindlich gegenüber HCl) macht in der gesunden Kartoffelknolle den größeren Anteil, in der kranken aber nur den kleineren Anteil des Gesamtwuchsstoffes aus.

4. In der gesunden wie in der kranken Knolle ist außer dem Antiauxin noch Hemmstoff H anwesend. Gekennzeichnet ist H durch Empfindlichkeit gegenüber H_2O_2 (und teilweise vielleicht auch gegen HCl). In der kranken Knolle ist H anteilsmäßig stärker vertreten als in der gesunden. Ob es sich bei H um einen oder um zwei Hemmstoffe handelt, muß offenbleiben.

5. Durch die Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 werden sowohl bei Gesund wie bei Krank alle Wuchs- und Hemmstoffe zerstört.

6. Die Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl bewirkt nur bei Krank eine sehr starke Förderung über die Zuwachswerte des unbehandelten Saftes hinaus. Diese Förderung ist wahrscheinlich bedingt durch Wuchsstoffhydrolyse aus Antiauxin.

Literatur.

Avery, Berger and Shalucha: Amer. J. Bot. **28** (1948). Zit. nach v. Guttenberg, Fortschr. Bot. **11** (1944). — Funke, H.: Jb. Bot. **88**, 373 (1939). — Funke, H., u. H. Söding: Planta (Berl.) **36**, 341 (1948). — Hemberg, T.: Acta horti Bergiani **14**, 133 (1947). — Physiol. Plantarum **1**, 24 (1949). — Jahnel, H.: Phytopath. Z. **10**, 113 (1937); **12**, 312 (1939). — Larsen, P.: Planta (Berl.) **30**, 160 (1939). — Linser, H.: Planta (Berl.) **31**, 32 (1940). — Lucas, H.: Phytopath. Z. **12**, 334 (1939). Moewus, F.: Z. Naturforschg **3b**, 135 (1948). — Ramshorn: Planta (Berl.) **26**, 737 (1937). — Söding, H.: Angew. Bot. **24**, 114 (1942). — Söding, H., u. H. Funke: Phytopath. Z. **13**, 351 (1941). — Söding, H., H. Köhler u. H. Funke: Phytopath. Z. **14**, 427 (1943). — Stewart, W. S.: Bot. Gaz. **101**, 91 (1939).

Dr. Else Meyer, (21a) Bad Salzuflen, Freiligrathstr. 28.

Aufnahmebedingungen.

I. Sachliche Anforderungen.

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen.

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. **Die Abbildungsvorlagen sind getrennt vom Text und die Unterschriften auf besonderem Blatt einzuliefern.** Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und sprachlich gut geschrieben sein. Überflüssige Fremdwörter sind zu vermeiden. Verfassernamen sind mit großen Buchstaben zu schreiben oder gerade zu unterstreichen, lateinische Pflanzen- und Tiernamen sind gewellt zu unterstreichen. *Literaturhinweise* sind nicht durch Anmerkungen unter dem Text, sondern in diesem mit dem Namen des Verfassers, der Nummer der Arbeit im Literaturverzeichnis oder der Jahreszahl des Erscheinens und der Seitenzahl anzuführen (also z. B. MUELLER 1931, S. 608). Am Schluß der Arbeit sind die angeführten Veröffentlichungen in einem Literaturverzeichnis alphabetisch nach Verfassernamen geordnet, zusammenzustellen, wobei Zeitschriftenaufsätze mit Titel, Angabe von Band, Jahreszahl und Seite, Bücher mit Titel, Verlagsort und Jahreszahl anzuführen sind. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Ergebnisse gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden[1].

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschrift erübrigt nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle *und* Kurve. *Farbige* Bilder können nur in seltenen Ausnahmefällen Aufnahme finden, auch wenn sie wichtig sind. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

8. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen zwecks Erweckung des Anscheins größerer Kürze ist unzulässig.

9. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Verfasser in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

10. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

---

[1] Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

Physik

Ein Lehrbuch

Von

Dr. Wilhelm H. Westphal

b. a.o. Professor der Physik an der Technischen Universität Berlin

Vierzehnte und fünfzehnte Auflage

Mit 650 Abbildungen. XII, 758 Seiten. 1950. Ganzleinen DMark 29.70

Inhaltsübersicht:

Einleitung. — **Mechanik der Massenpunkte und der starren Körper.** Bewegungslehre. Die Lehre von den Kräften. Die allgemeine Gravitation. — **Physik der Stoffe.** Die Materie. Die Elastizität der festen und flüssigen Stoffe. Mechanik ruhender Flüssigkeiten. Mechanik ruhender Gase. Mechanik bewegter Flüssigkeiten und Gase. Schwingungen und Wellen. Schall. — **Wärmelehre.** Das Wesen der Wärme. Zustandsgleichungen. Wärmeenergie. Änderungen des Aggregatzustandes. Lösungen. Die drei Hauptsätze der Wärmelehre. Wärme und Arbeit. — **Elektrostatik.** Die elektrostatischen Erscheinungen im Vakuum. Die elektrischen Eigenschaften der Stoffe. — **Elektrische Ströme.** Elektrische Ströme in festen Leitern. Elektrische Ströme in flüssigen Leitern. Elektrische Ströme in Gasen. — **Magnetismus und Elektrodynamik.** Magnetische Felder im Vakuum. Die magnetischen Eigenschaften der Stoffe. Elektromagnetische Induktion. Elektromagnetische Geräte. Wechselstrom. Elektrische Maschinen. Elektrische Schwingungen und Wellen. — **Optik und allgemeine Strahlungslehre.** Das Wesen des Lichtes. Lichtmessung. Geometrische Optik. Wellenoptik. Das elektromagnetische Spektrum. Temperaturstrahlung. — **Relativitätstheorie.** — **Quantentheorie. Atome und Moleküle. Kristalle.** Quantentheorie des Lichtes. Quantentheorie der Atome und Moleküle. Quantenmechanik. Physik der Atomkerne. Ultrastrahlung. — **Astrophysik und Physik des Weltalls.** — Schlußwort. Anhang. Namen- und Sachverzeichnis.

Zum erstenmal seit dem Kriege ergab sich durch den vollständigen Neusatz dieser neuen Auflage die Möglichkeit zu einer großen Zahl lange geplanter Verbesserungen und Ergänzungen. Überdies ist vor einiger Zeit vom gleichen Verfasser sein neues, für Leser mit weniger weitgehenden Ansprüchen bestimmtes „Kleines Lehrbuch der Physik" erschienen. Deshalb hat er geglaubt, die Darstellung in dem vorliegenden Buche hier und da ein wenig vertiefen zu dürfen.

Das Kapitel „Relativitätstheorie" ist völlig neu geschrieben und wesentlich erweitert worden. Zum größten Teil wurde ferner das Kapitel über „Physik der Atomkerne" neu geschrieben, völlig neu auch das Kapitel „Astrophysik und Physik des Weltalls". Weitere Neufassungen und Erweiterungen finden sich in allen Teilen des Buches. Im Einvernehmen mit Prof. R. W. Pohl und Prof. A. Eucken wurde in § 50 der Begriff der Stoffmenge und der Mol- und Grammatommasse neu eingeführt, um die bisher mit dem Begriff Molekulargewicht verknüpften Schwierigkeiten zu beseitigen. Vielfach geäußerten Wünschen entsprechend, sind in zahlreichen Fußnoten biographische Angaben über die bedeutendsten Forscher gemacht worden.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.